

菌 細 鐵

Н. Г. 霍洛得尼

科学出版社

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ МИКРОБИОЛОГИИ

Н. Г. ХОЛОДНЫЙ

ЖЕЛЕЗОБАКТЕРИИ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва 1953

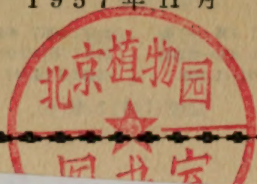
鐵 細 菌

H. T. 霍洛得尼著

王 祖 农 譯

科 学 出 版 社

1957年11月



中科院植物所图书馆



S0020215

Н. Г. ХОЛОДНЫЙ
ЖЕЛЕЗОБАКТЕРИИ
Изд. АН СССР, Москва, 1953

內 容 提 要

本書出自列寧勳章獲得者、烏克蘭蘇維埃社會主義共和國功勳科學家霍洛得尼院士的手筆，收集了從維諾格拉得斯基 1888 年的著作到最近的所有有關鐵細菌的重要資料，無論是在科學系統性上、文獻豐富的程度上、或是在文章的體裁上都很獨到。

本書共分四章，系統地講解了鐵細菌的形態、分類、生理和生態學，全面地分析了鐵細菌在自然界中的作用和其在國民經濟中的意義，最後還公正而深入地評價了最近 30 年內有關鐵細菌方面的重要文獻，是一本有世界意義的著作。

本書可作為微生物學、植物生理學、農學、土壤學、地質學和給水工程學工作者的參考資料。

鐵 細 菌

〔蘇〕Н. Г. 霍洛得尼著

王 祖 农 譯

*

科學出版社出版（北京朝陽門大街 117 號）

北京市書刊出版業營業許可證出字第 061 號

中國科學院印刷廠印刷 新華書店總經售

*

1957 年 11 月第 一 版

書號：0957 字數：178,000

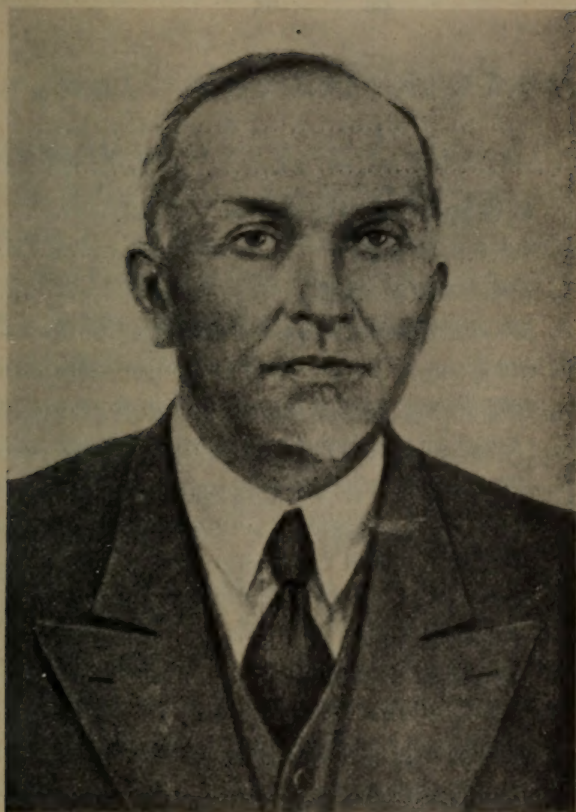
1957 年 11 月第一次印刷

開本：787×1092 1/27

（京）建：0001—1,300

印張：8 14/27 插頁：1

定價·(10) 1.40 元



Н. Г. 霍洛得尼
(1882—1953)

目 录

霍洛得尼和其在微生物学上的研究成就·····A.依姆舍涅茨基	1
著者序·····	13
緒論·····	15
第一章 鉄細菌的形态学和分类学·····	22
一. 線狀鉄細菌(線菌)·····	22
二. 普通鉄細菌(簡單細菌)·····	50
三. 論某些想象的和研究得不充分的鉄細菌·····	83
四. 結束語·····	90
五. 鉄細菌檢索表·····	91
第二章 鉄細菌的生理学和形态学·····	94
一. 兼性营养的鉄細菌的研究·····	94
二. 自养营养的鉄細菌的研究·····	115
三. 論鉄細菌的研究法·····	127
四. 論鉄細菌的皮鞘和与皮鞘类似的其他結構之發生·····	130
五. 累积鉄的鞭毛虫类·····	139
六. 關於鉄細菌生态学的意見·····	144
七. 結論·····	156
第三章 鉄細菌在自然界和国民經济中的作用·····	159
一. 自然界中鉄的轉化和鉄矿的發生·····	159
二. 鉄細菌的經济意义·····	171
第四章 对論述鉄細菌之較新著作的簡評·····	177
参考文献·····	219
霍洛得尼的微生物学著作目录·····	223
俄华名詞对照表·····	226

霍洛得尼和其在微生物学上的研究成就

A. 依姆舍涅茨基

蘇維埃微生物學受到了沉重的損失。傑出的微生物學家和植物生理學家，尼古拉·格利哥銳維契·霍洛得尼在 1953 年 5 月 4 日於基輔逝世了。微生物學中的創造性的方向，是和他的名字分不開的，這種方向使得許多以前所不知道的事實得到了確定，並且規定了普通微生物學和土壤微生物學發展的新途徑。

霍洛得尼的科學興趣是非常廣泛的。他的研究工作的主要方面是植物生理學，微生物學範疇內的研究工作應該算是第二位。而個別的科学研究工作則是闡述鳥類學、昆蟲學、普通生物學和土壤學的。由於他的逝世，蘇維埃科學喪失了一位天才的實驗家，一位了不起的善於觀察的科學家。他的視線深入到了許多其他研究工作者所不可了解的現象的本質。霍洛得尼不是一般所理解的所謂實驗室的研究工作者。他成功地將自然中的觀察和實驗室中的實驗結合起來。他閱讀“自然之書”的才能是如此之高明，以致他所作出的許多發現都有着重大的普通生物學上的意義。他那種出色地解決複雜的自然之謎的遠見和才能是令人驚奇的。比如，他所發現的鼠尾草（шалфей）授粉方式，對纏繞的線狀鐵細菌（*Gallionella*）本質的解釋及存在於蟬（цикада）的幼蟲（личинка）和細菌之間的共生關係的說明等等都可以做例子。尼古拉·格利哥銳維契愛好大自然，與自然交往，通過這種交往，他就深入到了許多原來莫明其妙的現象的本質中去了。他是優秀的科學家，同時又是力圖以最簡單的方法來解決最複雜的問題的傑出實驗家。因此他所獲得的實驗資料，是那麼令人信服而清楚，以致從來也沒有引

起过反对的意见。

在各个不同范畴内工作的过程中，霍洛得尼遗留下了能引起植物学家、微生物学家、昆虫学家、鸟类学家、土壤学家和其他专业学者们兴趣的科学遗产。他的创作的多面性，兴趣的广泛性，以及科学问题的提出与解决的创造性，是引人注意的。人们不能不同意维尔纳得斯基院士的意见，他把霍洛得尼评为是“我们最卓越的生物学家之一”。

霍洛得尼 1882 年 7 月 22 日生於唐波夫城的一个当地男子中学教员的家里。其父格利哥锐·马哈诺维契·霍洛得尼 1872 年畢業於哈尔科夫斯基大学历史语言学系，往后从事於历史学的研究。1883 年發表了論亞历山大·立也夫斯基的專著，並因而獲得了哈尔科夫大学的金質獎章。霍洛得尼的童年时代是在沃龙涅什(Воронеж)渡过的，他的父亲曾任沃龙涅什地方的男子中学监督。

早在幼年时代的尼古拉·格利哥锐维契就开始显露出自然科学家的才能了。他收集昆虫标本，注意观察各种室内植物的发育过程。尼古拉·格利哥锐维契坚持这种对自然的爱好直到逝世。年青时代，他曾特別强烈地迷恋於鸟类学，很熟悉自己居住过的地区的鸟类生活。1895 年出版的 M. A. 孟滋比尔的二大册著作“俄罗斯的鸟类”帮助了他进行这项工作。九十年代之初，他家迁居諾沃徹爾克斯城(Новочеркас)，他的父亲在这里被任命为男子中学校長。1900 年尼古拉·格利哥锐维契从諾沃徹爾克斯中学畢業，获得金質獎章，进入了基輔大学物理数学系，他以后的生活中，四十年以上的時間是和这个大学分不开的。

当时基輔大学中有許多傑出的学者，成了霍洛得尼的导师和领导者。只要举出 C. T. 納瓦鑫，M. B. 秦格尔，A. E. 甫銳維契等人就已足够了。

尼古拉·格利哥锐维契在大学生时代醉心於鸟类学，並且完成了題为“从动物心理学的观点，論鳥巢結構和鳥类之关心后代”

的著作。往后，植物生理学引起了他的注意，在甫銳維契指导下，他研究了植物根的向地作用的敏感性。1907年霍洛得尼大学毕业，被留作植物生理学和解剖学教研室的助教。

1908年尼古拉·格利哥銳維契出国，进入了柏林、巴黎、苏列日、斯塔斯堡、莫利黑等地的科学研究机构。在这次旅程中他曾多次地遊覽了阿尔卑斯山。1909年被选为基輔自然科学家协会的学术秘书。

在那些年代中，微生物学作为一门科学来讲，开始发展得愈来愈蓬勃了。1908—1909学年内，基輔大学头一次开微生物课，尼古拉·格利哥銳維契积极地参加了组织和指导微生物学实习的工作。两年当中，尼古拉·格利哥銳維契准备硕士学位考试，1912年通过。同年他在物理数学系中试讲了兩门课程，并且被授予讲师的称号。紧接着，他被甫銳維契推荐讲授微生物学课程。由于这个原故，尼古拉·格利哥銳維契动身去彼得堡，在彼得堡实验医学研究所的普通微生物学部门中，在奥曼梁斯基的领导下，他熟悉了微生物学的研究方法。回来之后，开始在基輔大学讲授讲师的微生物学课程。1914年，除了微生物学一课之外，他还在基輔高级女子专门学校中讲授植物生理学和解剖学。

1916年甫銳維契教授逝世，植物生理学主任一职便被託付给尼古拉·格利哥銳維契了。1919年通过他的硕士论文的答辩，题为“关于金属离子对于植物刺激感应性的影响”。同年，他开始在距基輔18公里的德列普罗夫斯基生物实验站工作。当时维尔纳得斯基院士也在同一试验站工作；尼古拉·格利哥銳維契通过共同工作和他建立了伟大的友谊，直到维尔纳得斯基逝世。1920年，根据乌克兰苏维埃社会主义共和国科学院院长李普斯基的建议，他被接受为科学院的科学工作人员。他在科学院中工作了30年以上的時間，担任过植物研究所植物生理学部主任，植物研究所杂志的编辑等项职务。1926年他的专门著作“铁细菌”出版了，乌克兰

科学院因而授之以植物学博士的学位。

1925 年霍洛得尼当选为乌克兰苏维埃社会主义共和国科学院通讯院士, 1929 年当选为院士。1933 年至伟大的卫国战争开始, 霍洛得尼始终领导着基辅大学微生物学教研组。在基辅暂时被德国法西斯占领时期中, 尼古拉·格利哥锐维契起初是生活和工作在克拉斯诺达尔, 随后则在索赤和埃里温。1944 年他被授以列宁勋章, 并被授予乌克兰苏维埃社会主义共和国功勋科学家的称号。1952 年乃是他诞生 70 周年和科学活动 50 年的纪念。

霍洛得尼发表了 200 种以上的关于植物生理学, 微生物学等学科的著作。在这篇文章中我们只能简短地讨论一下他在微生物学方面的工作。嗜热性放氮细菌之被他在 1912 年所发现, 具有重大的意义。把土壤接种于放氮细菌的液体培养基中, 放置于高温 (55°C) 恒温箱之内, 他观察到有快速的硝酸盐还原作用。引起这一作用的媒介乃是带有孢子的嗜热性细菌, 其繁殖比中温性放氮细菌要快得多了。这些研究工作是已经完成了的, 并且其结果是曾经准备出版的, 只是因为 1913 年刊出了捷克研究工作者安姆博斯的同题的论文, 霍洛得尼就决定不发表自己的资料了。

1915 年基辅大学撤退至萨拉托夫, 在这一年霍洛得尼从事酵母菌和单细胞绿藻在电场中电泳作用的研究。

回至基辅之后, 尼古拉·格利哥锐维契开始研究铁细菌的生态学, 此后多少年中一直继续着这项工作。

研究参与铁之转化的微生物, 使得霍洛得尼获得了功勋的荣誉。夏日他居住在基辅附近, 当地富有铁质的贮水池很多, 他得到了详细认识铁细菌, 研究它们的形态学, 发育史, 生态学和分类学的机会。往后, 当其在南方旅行时, 他继续研究铁细菌, 特别是当其居留高加索期间, 他还进行了一系列有意义的观察。早在 1919 年, 尼古拉·格利哥锐维契就研究了大家熟知的, 所谓“Психогормий” (*Psychohormium*) 的线状藻类上的, 含铁质的共生

物,並且确定了这些贅生物是由於鉄細菌和綠藻共生的結果而發生的,他把这种鉄細菌叫做絲藻鏈球鉄細菌 (*Sideromonas confervarum*)。詳細的研究絲細菌屬 (*Leptothrix*) 中鉄細菌的形态学,使他有可能記載了很多新种。但是在其關於鉄細菌的工作中,最有意义的,無疑地,應該算是發現含鉄螺柄細菌 [*Spirophyllum ferrugineum* (即嘉氏鉄柄桿菌 *Gallionella*)] 的“秘密”了。屬於線狀类型的,和具有螺旋式纏繞的最典型的帶狀的鉄細菌,被大家所知道后已經有一百多年了。所有的研究工作者都認為这部分是鉄細菌的線体,但是誰也沒有能够在其中發現有細胞結構。霍洛得尼为了解决這個問題,採用了細致的、異常普通的方法。他以盖玻片之一角,固着在軟木塞上,並沉之入貯水池中。其后嘉氏鉄柄桿菌 (*Gallionella*) 即在玻片上定居,他注意觀察了它的發育动态。發現螺旋狀纏繞的線体乃是死的結構,是由氫氧化鉄所組成的。而氫氧化鉄則是由固着在線体頂端的小的弧狀鉄細菌所分泌出来的。这个弧狀細胞把自己凸起的一面轉向上,向下凹下的一面分泌呈膠态的氫氧化鉄,分泌作用的時間繼續愈久,則帶狀結構愈長。把放在貯水池中時間不等的盖玻片上所看到的显微鏡圖加以比較,即可以對於螺旋小帶的本質有个正确的概念了。尼古拉·格利哥銳維契把自己研究工作的結果制成了显微照相,而這些美妙的照片刊印在很多的論文、書籍和圖譜中了。關於氧化亞鉄的氧化作用問題,使尼古拉·格利哥銳維契發生了兴趣,还不只是为了研究鉄細菌的生物学。根据他的观察,居住在含鉄質水中的鞭毛虫类 (花囊鞭虫 *Anthophrysa*、鞘絲虫 *Cladomonas* 和海綿鞭虫 *Spongomonas*) 同样能利用鉄之亞氧化物氧化成氧化物时所放出的能,以維持自己的生命活动。尼古拉·格利哥銳維契在研究鉄細菌时,始終是根据生态学資料的,他着重地指出,养料不足的 (oligotrophic) 貯水池是富有鉄細菌的,这种現象駁斥了,特别是如德国生理学家莫立施等人所肯定的鉄細菌是異营性的概念。在

這問題上，尼古拉·格利哥銳維契堅定地站在維諾格拉得斯基立場上，否認許多自營菌有異營生活方式。在維諾格拉得斯基的鐵細菌方面的頭一個著作出現之後已經過了大約 60 年，就是在霍洛得尼“鐵細菌”專著第一版發表之後也過了相當長的時間了——25 年。自然地，出現了一個問題：現在，認為鐵細菌是自營菌的見解是否還有它的意義呢？還是已被修改了？經過了微生物學研究方法的改善，特別是純種分離技術的改善，隨著研究微生物的代謝和力能學方面經驗的大量積累，化學合成學說之中，又加進了新的補充。特別是發現兼性營養型生物的数量要比最先所想像的多得多，其中有很多種原先是將其歸入自營類型的（某型硫黃細菌和鐵細菌）。因而嚴格（真正的）自營菌之數就減少了，不過很多種的微生物生活具有自營性質這一點還是不可爭論的。直到現在，還沒有一個研究工作可以令人信服地證明，像 *Gallionella* 這樣的鐵細菌是可以在有機碳化合物培養基上繁殖的。亞硝化細菌（*Nitrosomonas*）和某些其他種細菌也是如此。由於霍洛得尼在這個問題上所採取的堅定立場，不得不強調，在關於這點所發生的爭論中，他都是有原則性的、徹底的。他所引用的反對莫立施主張的論證都是強有力的，是完全基於生態-生理學觀點的。認為所有化學合成問題都解決了，認為即使在將來也不要改變我們的見解，將是不正確的。反之很多問題現在仍然是不清楚的。無機化合物氧化的機制，特別是參與其中的酶的系統我們是不知道的，那些像亞硝化細菌（*Nitrosomonas*）一樣的典型自營菌在泥土中，在海底或是在一些富有有機質環境，如清除掉的建築物的粘土中發生的情況是不清楚的；純種鐵細菌的生理學也還是很少研究等等。但是，這並不意味着現代的關於“無機氧化者”（аноргоксидант）的學說都沒有牢固的理論基礎的。理論是無疑的，只是它們暫時還不能駁斥新的無可非難的實驗資料。這些理論大體上可以歸納如下：

（1）有很多的自營微生物，其中包括鐵細菌〔如嘉氏鐵柄桿菌

(*Gallionella*)]，在異营条件下是不發育的。

(2) 對於这些微生物来講，無机化合物氧化作用的力能学上的意义，是完全沒有疑問的。

(3) 基於有兼性营养微生物的存在，就否認有化学合成作用，那只能是忽視了正确的意义。

(4) 各种異营微生物，可以形成像自营生物所产生的同样的最終产物(如硝酸鹽、氫氧化鐵沉淀)。但是这毫不能作为將其和自营生物(硝化細菌、鐵細菌等)混为一談的根据。

十分自然，这些条例之中的每一个，都是十分重要的，都是大多数微生物学家所能同意的，直到累积有新的修正或改变它的本質的材料之前，都是可以存在的。霍洛得尼在自己鐵細菌方面的研究工作中是尽了很大的力量的。他告訴本文作者說：由於視力的減弱，不得不稍稍中断标本的長時間的顯微鏡檢驗，但是，仅仅只在短时期的休憩之后，就又可以回到鐵細菌研究工作中来了。

这本專著收集了所有關於鐵細菌的最有价值的材料。霍洛得尼修改了書的原文，增加了很多參考資料，淘汰了很多值得懷疑的問題，大大地充实了書的內容。可以大胆的說，这本專著在描写鐵細菌的生物学方面是最好的。在科学性和文献方面，它大大地胜过了用外国文出版的鐵細菌方面的同类專著。这乃是專門自然科学家和优秀的顯微鏡家的研究成果。在文体方面，也同样可以說是典范。尼古拉·格利哥銳維契在鐵細菌方面的著作的意义是难以評价的，我們一致同意傑出的祖国微生物学家維諾格拉得斯基的評論：“基輔霍洛得尼教授的研究成就，是我們關於鐵細菌的知識中的一个重大貢獻。在他的卓越的附加有評論的專著中，已經說明了这些微生物的形态学、生理学和生态学，在这本專著中，著者还探討了本范疇內 30 年中盛於一時的一切誤解和草率的推論。”

霍洛得尼對於在自然情況下进行的微生物的实际生活很有兴

趣。他在鐵細菌方面初期的研究工作所研究的不是純粹培養，而是貯水池中的培養，然而這些工作却在很大的程度上決定了他以后的工作方向。作為一個自然科學家和生態學家，尼古拉·格利哥銳維契很少注意純種細菌培養新陳代謝的研究，他對於和土壤、森林或貯水池無直接聯系的實驗室工作很少感到興趣。而微生物生存的天然條件則吸引了他的注意，傾向於自然，經常是他的科學創作的中心意旨。因此自然而然的，現有的分析土壤微生物羣體的方法對於他來說都是人為的，都是和微生物一般的环境相距很遠的，都是過於實驗室化了。因此這些方法都不能使他滿意，他要尋求研究土壤微生物羣體的新的方法。尼古拉·格利哥銳維契渴望懂得的，不是在培養皿中固體培養表面繁殖的微生物，而是在土中，利用土壤中營養物質而繁殖的微生物。他建議把玻片埋在土中，經過不同的時期之後取出，加以染色以研究繁殖在玻片上的微生物。使用這個方法，人們得以第一次地看到直接生長在該土壤中的放線菌線體、各種細菌的細胞和霉菌菌絲。獲得了霍洛得尼法名稱的“累積薄片”法，在土壤微生物學的發展上起有重大的作用。現在已經有了大量的文獻，說明在研究各種土壤中的微生物羣體的時候，這個方法的應用。出現了很多的改良法，其基礎就是把各種的培養基和能源，加在或凝固在埋入土中的玻片表面。“累積薄片”法也被微生物家和水生生物學家更廣泛地應用着，借助於薄片，人們發現了許多過去所不知道的，不能在實驗條件下在培養基上繁殖的水生微生物。評價霍洛得尼法的同时，不得不承認，他是使得研究生活在自然基質上的微生物的形態和發育史成為可能的第一個人；由於他的研究，人們有可能去比較實驗室中的培養和“野生”培養的細胞結構的特性；發現新的過去所不知道的微生物；觀察在各種有機物質，無機肥料加入土壤中之後，土壤微生物羣體的變動情況等等。“累積薄片”法的重要性是大家所公認的，它的意義還不只於此。往後，霍洛得尼還繼續尋找新的研究土

壤微生物羣体的方法。比如他建議用壓縮土壤来备制土壤小室。在这个小室中土壤微生物出芽以形成線体、帶狀、微小集落。这个方法沒有能像累积薄片法一样地被广泛应用,可能是因为复杂。

霍洛得尼對於空气中所含有的各种揮發性物質之被微生物所吸收方面的研究是非常有意义的。他在这範圍内的工作的意义,远远地超越了微生物学的領域。

現在可以認為已經确切地証明了:大气中不仅含有可以被植物有机体同化的二氧化碳和氮,並且也含有很多別的、可以作为高低等植物的营养和能量来源的物質。霍洛得尼証明了:土壤微生物可以利用富有腐植質的土壤所分泌出来的揮發性物質而發育。他發表了个別的著作,用以确定硝化細菌在有氨扩散至其周圍水中的条件下,具有繁殖的能力。鑒於土壤中有气态相的存在,可以有把握的肯定,溶解在細菌集落或真菌菌絲周圍水膜中的揮發性物質,是可以作为它們营养料的来源的。像萘、酒精和有机酸、氨等一类呈气态的物質可以在空間中“轉移”,以保障各种微生物之發育与生長的事实,是可以簡單而細致的实验加以証明的。關於微生物气体营养的工作,后来被其他許多研究工作者所証实和發展了。完全可能,研究植物根系之吸收揮發性維生素、二氧化碳和其他的化合物,乃是这些工作邏輯上的發展。这里必須着重指出,与高低等植物气体营养問題有联系的三个因素。

(1) 实验已經証明,許多維生素是可以通過空气轉移的,而需要这些維生素的微生物,則可以在富有空气中維生素的培养基上,生長得極好。这些观察對於衛生学家說来是非常有意义的,因为人之吸收高等植物分泌到空气中的揮發性物質,其中包括維生素,是十分真实的。同样可能,这些“大气維生素”乃是森林和土壤空气有利於人类有机体的原故之一。

(2) 霍洛得尼在微生物空气营养方面的研究工作,不只扩大了我們關於微生物生理学的概念,同时也把(論異營微生物在实验

室条件下,不含碳或氮的培养基上發育的)文献中的大批报导弄明白了。必須重新檢查一下我們的、關於所謂“微量嗜氮的”和“微量嗜碳的”微生物的概念,因为实验室的空气中显然是含有很多的、可以被用作能量和营养物来源的物質的。很多实验(其中空气沒有和这些物質分开而能以进入含菌容器中)都是需要檢查的。

(3) 空气中含有各种揮發性物質是可以在關於植物杀菌素学說中得到証实的。一般的算术計算可以作出結論,“空气之海”含有大量的,有时抑制,有时作为微生物的碳、氮或維生素营养来源的物質。营养源之在空間中轉移以及丰富土壤和貯水池的新的可能性已經發現了,空气可以作为微生物食物来源的事实,从現代生物地質化学观点看来是有着重大的意义的。

分析霍洛得尼的微生物学研究工作的时候,應該討論一下他的生命起源於陆地的見解。尼古拉·格利哥銳維契在这个問題上的头一个报告發表於1942年。后来他又把自己的概念扩大和綜合到其他后来所發表的著作中去了。按照他的假說,第一批生物(古生物体 археобионты)起源於不大干燥的貯水池底的淤泥表面。这些貯水池中的水含有較海洋水中为多的有机質。因此,尼古拉·格利哥銳維契提出这个見解,認為原始生物是異营的,而不是像过去很多生物学家所認為的是自营的。古生物体按其結構来講,比現存的單細胞生物更为簡單。它們对紫外光的抵抗力比現代生物巨大。这些原始生物在基質的表面形成薄的粘液層,以大气中的物質为食。

在这里我們就可以看到,尼古拉·格利哥銳維契在研究微生物利用空气中含有的气体和揮發性有机物質为食的时候,所作的那些觀察的反映了。至於說到二氧化碳、氧和氮,那么它們的出現於大气中乃是原始生物生命活动的結果。大气中揮發性物質之缺乏以及和光生体(фотобионты)之竞争,使得古生物体淪沉至貯水池泥土中之很深处,並且还有可能,它們至今仍然居住在那里。霍

洛得尼關於生命起源的假說，現在顯得特別有意義。因為現在正是生活物質的形成和生命起源問題特別引起注意的時候。作者的見解是十分唯物的，並且是完全符合於現代的關於生命起源的概念的。

除了上面所列举了的研究工作之外，尼古拉·格利哥銳維契還在微生物學中的各種個別的問題上作了一些工作。他確証了在蟬的幼蟲周圍的粘液“泡沫”(пена)之內有細菌的存在。粘液薄層中經常有細菌之存在，鼓勵了作者預料，在幼蟲和細菌之間有着緊密的共生關係。細菌利用粘液中所含的有機物質作為自己的養料，昆蟲則獲得細菌之代謝產物，同樣也獲得細菌細胞的自体溶解產物，其中可能含有昆蟲發育之所必需的維生素。尼古拉·格利哥銳維契發表了，論在植物激素影響下開始的微生物變異性的著作。看來，微生物遺傳性的改變是可以在這些條件下出現的。

長時間在基輔大學作教育工作，使得尼古拉·格利哥銳維契有可能發表，關於基輔大學微生物學講授歷史方面的論文。

作為一個科學家來講，霍洛得尼是非常謙虛的，有點兒孤僻（待人很純朴）。他自己愛好作研究工作，往往完成所有的技術性工作而不求助於人。也許是因為這個原故，所以他的學生比較少。他對於自己的研究結果，不只具有很大的原則性，並且還配合有高度的批判性的分析。這足以說明，為什麼他全部涉及微生物生物學的觀察，後來都完全被証實了。說到他的謙虛，應該指出，他曾三次地被提名為蘇聯科學院院士候選人，但是每一次他都放棄了自己的資格，因為他認為他可能妨礙選舉出按照他的意見是更有成就的科學家。尼古拉·格利哥銳維契對於物質享受和生活方面的不重視，在科學工作者之中是很有名望的。1919年炮火破壞了他的住宅，他搬至大學實驗室中一住13年。在這個實驗室中他的生活方式是真正斯巴達式的。

霍洛得尼熱愛自己的祖國，偉大的衛國戰爭時代他貢獻出自

已有价值的物品作为国防基金，其中包括有他父亲得自大学的、保存在自己家里作为紀念物的金質勳章。

我們在研究微生物生态学方面所获得的成就，以及祖国土壤微生物学方面所取得的發展，始終是和已故的霍洛得尼的名字分不开的。已經出版了的專著“鐵細菌”，不仅是一个在論自营微生物方面有价值的貢獻，而且在研究上，各方面也都是帶有經典性的。在这本著作中，一切都是無可指責的：觀察的精密性，問題的批判性的分析，敘述的体裁和作者私人的显微照像。誰讀了这本專著，誰就会佩服作者的天才和智慧。而認識霍洛得尼者，犹必然会自身保持着对他長時間的清醒的記憶。

著 者 序

鐵細菌老早就引起自然科學家們的注意了。這乃是因為它們那種由氫氧化鐵所組成的生命活動的產物，經常在各種貯水池里大量聚積，遠遠地以鮮艷的赭黃色澤惹人注目。這類微生物的早期研究工作者們就已經想到了，它們在鐵礦的形成上和在我們地球上鐵的總循環中所負的重要任務了。而當這些細菌常常是給水工程和發電廠中許多嚴重破壞的原因成為眾所週知的時候，人們對於鐵細菌的興趣就更為增加了。鐵細菌和其生命活動的產物之在水管和引水管的內壁上累積，可以大大地縮小其透過能力。

雖然鐵細菌引起微生物學家們的深切注意已經有一百多年了，可是對於它們的研究，過去和現在還是向前進展得極其緩慢。C. H. 維諾格拉得斯基 1888 年發表的著作具有最重要的意義。在這本著作中，了解鐵細菌生理學的正确途徑已經第一次地被擬定了。1910 年至 1930 年很多的著作發表了，也稍稍地擴大和加深了我們對於這些微生物的知識，在此時期內的頭一半過程中，多半是生理學的研究，而後一半，則是形態學和生態學的研究。從 1920 年以來，蘇維埃科學家們積極地參加了這些研究工作。

從 1892 年開始的，一直繼續到現在的，維諾格拉得斯基和莫立施 (Molisch) 觀點的擁護者之間的多年來的鬥爭，已經在微生物學這個部門的全部歷史上印上了特殊的痕跡。仔細的注意到這場鬥爭，就不難体会到，鐵細菌生理學上的和形態學上的任何重大成就，都是在卓越的蘇聯微生物學家所擬定的途徑上獲得的，並且是他們六十多年前所表示過的見解的証實。

雖然這些成績是不容置疑的，可是仍然有很多重大的（鐵細菌生理學的、生態學的、形態學的和發育史上的）問題，沒有搞清楚，

有待於研究工作者来解决。而存在在解决問題途徑上的严重障碍,乃是缺乏闡明这些微生物的文献評論。

因此产生了一种想法,認為有把本文作者 1926 年所發表的專著加以修正和增补以出版的必要。这种想法在苏联科学院微生物研究所受到了支持。而某些实际工作者——与鉄細菌形成沉淀的活动有关的工程师和地質学家,同样也贊助了这个想法。

提供出論鉄細菌一書之主要目的——提高苏联国内研究这种微生物的兴趣,以及拟定一些以后研究它們應該走的途徑,以期能在最短時間內在本範圍內获得决定性的理論和实际上的成就。

三十多年前,作者在維尔納得斯基院士的倡議之下,初次开始了鉄細菌方面的工作,本書用以深深紀念这位偉大的俄国科学家——生物地質化学創始人,进行許多論化学元素在土壤生物羣体中移动規律性的,最重要的研究工作的学者。

緒 論

在森林和山脈的小溪流里，在它們的流速由於河床的擴大和加深而減緩的地方，在沼澤地中，在小草丘之間從土壤滲透出來的水里，在森林湖泊的小而平靜的小灣中——往往可以看到很多銹色的外形稍稍有點兒像棉花的松軟沉淀。在放大鏡或顯微鏡下觀察這種沉淀，不難相信，它真和棉花一樣是由許多最尖細的，色彩和密度都不相同的黃或“赭”色的線狀結構所組成的。

如果把少量的帶有這種沉淀的水放在試管里，再加入幾滴鹽酸和亞鐵氰化鉀 $[K_4Fe(CN)_6]$ 的溶液，那麼全部沉淀立即被染成鮮藍色或藍色。人們由此可以斷定，這種線狀結構最初之所以呈現黃色，乃是因為其中含有大量的氧化鐵 (Fe_2O_3)。

於是很多方面都很奇特的，並且在我們星球表面鐵的循環中負有特別重要任務的一組微生物——鐵細菌的第一次印象，便這樣平凡地建立起來了。

如眾所週知，鐵是屬於自然界中分佈最廣的元素之內的。在地殼中，它是呈氧化或亞氧化化合物狀態的。天然的鐵的氧化性化合物幾乎是不溶於水的，而亞氧化性化合物，比如菱鐵礦或 $FeCO_3$ ，在游离的碳酸和某些其他試劑的影響下，則很容易溶解，首先形成亞鐵的重碳酸鹽 $Fe(HCO_3)_2$ 。鐵多半就以這種形態出現在含鐵質的（泉）水里。

靜止的、特別是在多沼澤地區的、貯水池水里所含有的氧化亞鐵，往往是這種金屬的氧化性化合物（比如褐鐵礦）的還原產物。其過程我們將在第二章中詳細地加以申說。

人工配制的亞鐵鹽類的溶液，靜置在空氣中可以逐步被氧化，以形成疎松的、褐色而不定形的沉淀狀態的氫氧化鐵。但是這種

氧化过程(可以視為是二价鉄离子 Fe^{++} 轉化成三价离子 Fe^{+++} 的过程),在缺乏接触剂的时候,进行得不太快。而在天然的含鉄質水中,就是在阻止氧气侵入的情况下,这种过程进行得也会快得多。如众所知,含有很多重碳酸亞鉄的矿水,在貯存的时候,很快地喪失了自己的透明性,以形成相当丰富的鉄的沉淀。而在自然界中,在上述的天然貯水池里,这个过程將以更大的速度来进行。因此,毫無疑問,在这些場合, Fe^{++} 之轉化成 Fe^{+++} 是在有某种具有接触性作用的因素参与下完成的。

能执行这种因素的任务的,是些特殊的微生物,它們很大的量出现在几乎所有的天然含鉄的矿質水里,当这些水里具有游离氧气的时候。如果加少量的石炭酸到含有新鮮鉄質水的瓶里去,以妨碍这些微生物的發育,那么氢氧化鉄的沉淀就不能形成,因而水就長期透明。

能接触性地加速重碳酸亞鉄溶液中的 Fe^{++} 氧化成 Fe^{+++} ,从而引起氢氧化鉄沉淀下沉的細菌,叫做鉄細菌。1888年卓越的俄国微生物学家維諾格拉得斯基(头一个弄清楚了这些微生物的基本生理特征),給了它們这个名字。維諾格拉得斯基(1888)根据自己用很多分佈最广的鉄細菌中的一个所作的試驗,得到了結論,重碳酸鉄的氧化作用對於这些微生物來講乃是能量的来源,微生物借此以完成其基本的生活活动。莫立施及其学生們企圖駁倒这种观点。不过李斯克(Lieske)的詳細而可靠的研究工作則完全証實了它。

某些放热反应所放出的能量,只有在这种反应是行之於原生質之內的情况下,才可以被微生物所利用。維諾格拉得斯基認為,鉄細菌所引起的鉄的重碳酸鹽的氧化作用,正是这种細胞內反应。膠态氢氧化鉄乃是它的最后产物。典型鉄細菌有大量的这种化合物从細胞內分泌出来,並以其各个种的特殊形态儲存在細胞的表面。

根据維諾格拉得斯基(1922)的說法,在研究鉄細菌的历史中,

这些“代謝作用的定形产物”，曾經是許多經常發生的誤解和錯誤想法的原因：在鐵細菌被爱倫堡(Ehrenberg, 1836)發現之后，几乎一百年的过程中，很多研究工作者都把这些無生命的結構視為是細菌的細胞，从而得到了各式各样的完全不正确的結論。这些錯誤的原因，首先在於真正的鐵細菌的細胞，只有在新鮮的、剛被它們形成沉淀的鐵質結構中才可以找到，而且和被其所分泌的大量的氫氧化鐵比較起来，显得为量極少；第二，它們的这种生命活动产物，正如已經指出的，常常沉淀作細線狀或小莖狀，按其形态和大小来看，和某些屬於線狀細菌的微生物很相似。

鐵細菌細胞所分泌的、沉淀在細胞表面成为相当坚实的膠态沉淀——水凝膠的氫氧化鐵，必然要阻碍到这些細胞的物質交换，因为，它一方面要阻止氧气和鐵的重碳酸鹽从週圍环境中滲透入原生質之内，而另一方面又要妨碍，甚至完全停止細胞內氧化作用的产物向外排出。因此，鐵氧化的速度特別巨大的典型鐵細菌，在进化过程中，就产生了各种适应性，以避免氫氧化鐵过度地在細胞表面上累积。

某些类型的鐵細菌，有的时候，甚至是不停地發生着特殊的“脫壳”(линька)作用，而在另一些类型的鐵細菌——膠态氫氧化鐵只从細胞的一边向外分泌，相反的另一边，則只作为吸收器官，以从週圍的水中吸取微生物生活所必須的物質——首先是氧气和重碳酸亞鐵；細胞的这一边則完全沒有分泌产物。

根据所有的敘述得出結論，我們可以把具有下列生理特征的微生物算作是典型的鐵細菌：

- (1) 能在氧化亞鐵氧化成氧化鐵的作用中起接触性作用。
- (2) 可以利用这个反应中釋出来的“能”，以滿足自己生命的需要。
- (3) 强有力的分泌大量氫氧化鐵(它們的氧化性活动的主要产物)，成某种定形結構状态，其总量按重量和体积看来，要超过有

生活力的微生物的原生質之量好几倍。

鐵細菌的这种特征,和維諾格拉得斯基在其 1888 年第一个著作中,給予这組微生物的描述,基本上是相符合的。我們在以后的說明中將繼續加以採用。

但是應該注意,并不是所有的微生物学家都同意用这个定义来理解“鐵細菌”。比如莫立施 (Molisch, 1910a, 6, 1925) 就認為这組微生物最主要的特征,乃是它們能在膠質膜(皮鞘)中沉淀鐵,而不管这种作用對於微生物本身,有或沒有任何生理学上的意义。哈德尔 (Harder, 1919) 按更广泛的意义来使用“鐵細菌”这个名詞,他把能从不同的鐵鹽——亞氧化和氧化的——溶液中,沉淀出氫氧化鐵的各种極多样化的类型,統名之曰鐵細菌。

維諾格拉得斯基在其較晚期的論鐵細菌的著作中(1922)則相反地,力圖按比較狹的意义来理解“鐵細菌”,縮小其範圍,他認為只把那些具有一切“無机氧化者”(inorgoxydant)的生理特性的微生物归入这一組才是合理的。按照維諾格拉得斯基的意見,“無机氧化者”是可以用下列方法鑑定出来的。

(1) 在自然界中,它們仅仅能在具有严格選擇性的,几几乎是純粹矿質的环境(含有特殊的可供进行氧化作用的無机物質)中繁殖。

(2) 它們的生存是和环境中具有那种在微生物生活过程中被氧化的物質紧密的联系着的。

(3) 这种氧化过程,乃是相应微生物能量的唯一来源。

(4) 它們不需要任何一种有机营养物質,以作为建筑材料或是能量的来源。

(5) 通常它們是不能利用有机物質的,有机物質的存在可以抑制它們的發育。

(6) 它們專門利用二氧化碳作碳源,在化学合成作用中把二氧化碳加以同化。

实际上,李斯克(Lieske, 1911) 根据自己在生理学上的研究,就已得出結論,某些鉄細菌是具有后来維諾格拉得斯基(1922)認為是“無机氧化者”的那些特征的。但是,我們暂时还没有任何的根据,来把这个結論推广及於全組的鉄細菌。應該承認下面的一个假定更是可能的,鉄細菌——無机氧化者仅仅是微生物中最新的、生理学上最特殊的一組,可以在自己細胞內把鉄加以氧化,並且可以把这种生化作用的产物向外分泌呈膠态的 Fe^{+++} 的氫氧化物。本組中之其他較不特殊的代表大約或屬於異营菌或靠兼性营养为生,也就是說視情况之不同或以有机化合物,或以二氧化碳为碳源。这种假定的正确性可以用生理学上和生态学上的材料加以証实。

如果是站在这种观点上,那么我們就應該把生理学方面極多样化的微生物都列入鉄細菌組了。这种關於鉄細菌的概念也是比較自然的,並且是最和我們所有關於微生物界的知識相符合的。实际上每一阶段中,都發現有不同生理类型之間的过渡形态。莫立施(1910a)和李斯克(1919)的研究証明某些鉄細菌可以行兼性营养方式生活。这些作者們用一种絲細菌(*Leptothrix*)屬中的鉄細菌作試驗,肯定了这种微生物可以靠有机質来很好地生長和繁殖。甚至維諾格拉得斯基自己在1888年的試驗里也使用了同一种鉄細菌,他指出这种微生物在一定的条件下是可以利用有机酸——丁酸和醋酸作为碳源的。但是在另一些条件下,同一种的絲細菌(*Leptothrix*)在不合任何有机質的培养基中發育得極好,因而是典型的自营菌。

还有可能,在进一步研究鉄細菌培养基的时候發現有真正的異营菌,就是不能同化二氧化碳的类型,對於真正異营菌來講,有机化合物是唯一的碳源,但是同时它們还必须專門借鉄的氧化作用以获取其所必需的能量,呼吸作用則不消耗任何有机質。

假如这种假定被証实了,那么就可以把所有的鉄細菌分为三

組(1) 自營性的(相當於維諾格拉得斯基的無機氧化者); (2) 兼性營養的; (3) 異營的。但是在目前, 我們所擁有的、有關各種鐵細菌營養生理的資料是太缺乏了, 以致在大部分情況下, 我們還不能指出某種鐵細菌究竟應該放在三組中之那一組內。

在決定某種微生物是否屬於鐵細菌的時候, 應該根據什麼標準呢?

在缺乏該微生物确切而全面的生理學特徵的時候, 觀察堆積在被研究的微生物細胞表面的膠態鐵質沉淀, 可以獲得相當可靠的幫助。只要這種物質顯有某些可以證明它和該菌種的細胞有遺傳上的關係的特徵, 比如特殊的形態或構造(只可以理解成是這些細胞分泌性活動的結果, 或者似乎是它們形態特徵的反映), 那麼就可以認為有足夠的條件, 把這種被發現了的微生物算作是鐵細菌了。

因而, 累積了的氫氧化鐵和體外披有分泌物的細胞之間、量的比例, 有着決定性的意義。典型的(以異常強大的氧化作用為其特徵的)鐵細菌, 這種比例始終很大。實際上觀察到的, 自營鐵細菌這種比例, 顯然特別大。兼性營養性的鐵細菌所產生之鐵質沉淀為量較小。而異營鐵細菌的氧化與分泌活動則最為薄弱。

但是, 在根據這種特徵來判斷鐵細菌的時候, 必須特別謹慎。因為氫氧化鐵之從溶液(含有鐵的亞氧化化合物)中沉淀, 有時好像是自然發生的物理化學作用一樣, 並沒有任何微生物的氧化性活動參加。同時, 鐵質沉淀可以直接累積在細菌細胞的上面, 以在細胞周圍形成相當寬的邊, 甚至以厚度不等的薄層, 鋪滿在細胞整個表面。這種現象在含有亞鐵化合物的貯水池“水面”中, 也就是和空氣接觸的水的表面薄層中, 特別常見。可惜這個現象遠沒有被注意, 所以時常把很多實際上與鐵細菌毫無共同之處的類型也算作是鐵細菌了。

由於這個原故, 吉克爾洪(Gicklhorn, 1920)的發現就具有特

別重大的意义了,吉克尔洪曾經証明,真正鉄細菌的原生質始終是含有相当大量的、呈內涵体状态的氫氧化鉄的。用特殊的办法利用普魯士藍(參看第二章)的反应,就很容易發現。吉克尔洪的資料,和維諾格拉得斯基關於鉄細菌在其細胞內有鉄的氧化作用的觀念,是最相符合也沒有的了。

这个方法,在使用好的光学器械和放大高倍数的条件下,無疑地可以給予研究工作者以最可靠的办法,以便毫無錯誤地把鉄細菌从其他微生物中区别出来。

但是不應該忘記,研究任何生理类型的微生物的时候,所使用的显微鏡和显微化学法,無論如何完善和精細,也不能完全代替生理学的和生物化学的方法。因此,在研究鉄細菌时,毫無例外地,決定权是屬於生理学和生物化学的,可惜,这些細菌的生理和生化問題直到現在仍然是微生物学中最缺少研究的。仍然等待着研究工作者来努力。

目前我們在这个領域內的知識不充分、不完善,乃是不能把鉄細菌羣加以足够完善的、很有根据的、全面的鑑定的原因之一。同时極為可能的是,在提出的报告中視為是鉄細菌的类型,經进一步研究,則有些將被清洗出去。但是預先删除了一切可疑的类型,似乎也是不适当的。研究这些“假鉄細菌”可能給我們一些知識,對於了解“真鉄細菌”的形态学、生理学和生态学远远不是毫無疑義的。避开一切可疑类型不談,还是不行的,因為它們是典型鉄細菌的經常而特有的伴隨者,它們是鉄細菌週圍的生物学环境中的經常有的成員之一。

第一章 鉄細菌的形态学和分类学

大家都知道,所有的細菌可以分为兩大羣(或类):普通的(或簡單細菌)和線狀的(或線菌)¹⁾。這兩类的代表在鉄細菌中都有。線狀鉄細菌在自然界中的分佈無疑地是最廣泛的。在形态学方面,它們被研究得比較其他的方面好些。我們就从線狀鉄細菌开始講起。

一. 線狀鉄細菌(線菌)

(一) 絲細菌屬(*Leptothrix* Kützing) (*Chlamydothrix* Mig.)

屬於這一屬的細菌,作小桿狀,往往相互联接成相当長的線体,其中的每一个都是埋在一个共同皮鞘之內的。以仅由細胞橫裂法形成的不动分生子(内生孢子)或游走子进行繁殖。

氫氧化鉄由細胞沒有联接的側面分泌出来,在此形成相当厚的圓柱狀皮鞘,在稀鹽酸中或者完全溶解,或者部分溶解。皮鞘愈厚,正常的代謝作用愈困难。因此,本屬的若干种菌种的細菌線体要逐漸地离开皮鞘的老而变粗大了的部分,慢慢地向外爬出。其間,細胞繼續不断地分泌氫氧化鉄,最后終於形成了相当長的、为

1) 很多現代的微生物学家認為这种分法是过了时的,但是在我們看来,它还是具有其优点的,因为着重的指出,系統發生学上無疑的和藍綠藻有联系的線狀細菌的特殊位置,同时也指出簡單細菌之中,显然,是近於最簡單鞭毛藻的类型佔优势。

關於各种鉄細菌在一般微生物系統中的地位的新观点,參閱 H. A. 克拉克西里立科夫的“細菌与放線菌的鑑定”(1949, 655—677 頁),这位作者把絲細菌屬(*Leptothrix*)放在衣菌科(衣菌目 *Chlamydobacteriales*)中,而把嘉氏鉄柄桿菌(*Gallionella*)、鞘鉄細菌(*Siderocapsa*)、鏈球鉄細菌(*Sideromonas*)和赭鉄細菌(*Ochrobium*)等屬放在鉄菌科(鉄菌目 *Ferribacteriales*)中,把兩者都列入眞細菌綱(*Eubacteriae*)之內。線狀和普通鉄細菌之如此結合为一組(綱)我們覺得是人为的和缺乏根据的。

鐵的氧化物所緊密包圍了的管子，幾乎整個的長管子中已很少含有細胞了。那些細胞只有在最年輕的、剛形成不久的皮鞘部分才能被找到。逐漸整個線體完全爬入水中，這樣，被它所遺留下來的、完全空的鐵質小管，就墮落到貯水池的底部。那種松軟的、染成赭石色的、人們可以在所有居住有線狀鐵細菌的天然水里看到的沉淀，就是由這些空的被細胞所遺留下來的皮鞘所形成的。在其他種的鐵細菌方面“脫壳”是按另一種方式進行的，或者根本不會發生。

本屬之中的第一個代表名為赭色絲細菌(*L. ochracea*)，是1843年寇青格(Kützing)所記載的。並且被他錯誤地列為藻類。較晚米古拉(Migula, 1900)，為了指出這種微生物是屬於細菌的，曾經建議把它改名為赭色衣細菌(*Chlamydothrix ochracea*)。但是，在現在絲細菌這一屬名 *Leptothrix* 已經不再存在於藻類學(Альгология)中了。因此可以恢復老的，寇青格所定的屬名，我們今後都使用這個屬名。

絲細菌屬(*Leptothrix*)現在計有五種列入鐵細菌之內〔赭色絲細菌(*L. ochracea*)，厚鞘絲細菌(*crassa*)，纖叢絲細菌(*trichogenes*)，旋轉絲細菌(*volutilis*)和缺絲細菌(*sideropous*)〕。其中頭三個無疑地是屬於典型鐵細菌的，而第四和第五個在這方面可能引起嚴重的疑義。讓我們按被指出的次序來研究所有這些種。

1. 赭色絲細菌 (*Leptothrix ochracea* Kütz.)

Syn.: *Chlamydothrix ochracea* Mig.

赭色絲細菌(*L. ochracea*)是自然界中最常見的、分佈最廣的鐵細菌。無論是在緩緩流動的流水里，或是在死水中，只要這些水中含有足量的氧化亞鐵，就都有這種鐵細菌。貯水池中，豐富而松軟的、好像棉花的鐵質沉淀，正是由於這種微生物生命活動結果形成的。顯微鏡下檢查這種赭石色沉淀，發現它是由很多寬2—3 μ (微米)的圓柱狀的小管——皮鞘所組成的。這些結構的最大長度很難

确定,因为他們是很易断裂的,显微镜下常常能够观察到的,只是它們的段片。人們往往能發現,虽然仍旧是皮鞘的一段,但其長度却超过 1 厘米。它們的內腔直徑大約 1μ ; 因此,壁厚达 $0.5-1\mu$ 。

赭色絲細菌的皮鞘,尽管長度很大,但在其全部長度上,寬度則是相等的,它們的特点在於表面十分光滑,从不分枝,並且是由强烈折光的、均匀而透明的、完全溶解於稀鹽酸中的物質所組成的。这种物質在用黃血鹽溶液和鹽酸处理之后,可以染成深藍色。

赭色絲細菌線体是屬於自由游动的、浮游的生物有机体。从来也不能發現它們是固着在任何水底的物体之上的。

在檢查老的、早已形成了的赭色絲細菌管狀皮鞘时,往往就已經不可能在其中發現有細菌的細胞了。为了要看到細菌細胞,必須拥有十分新鮮的材料。为此,最好从細菌被發現的地方的含鐵質水源中,取 2—3 升清潔水,傾之入一大而敞着的容器中,並在室溫下靜置一个时候。若干小时之后,細長的黃棉絮狀的線体就出現在这种水里,逐漸沉至容器之底,在底部形成松軟的沉淀。在这些剛剛形成的管狀皮鞘之內,才能比較容易地發現赭色絲細菌細胞,大部分是一个联接一个的成功相当長的行列或是線体。

“年輕”的皮鞘,特別是在有細胞的地方,壁薄而透明,所以人們可以不費力地在管狀皮鞘之內發現活的細胞。但是在固定了的和染色了的制片(圖 1—4)上它們就更好看得多了。为了制备这样的制片,可以在盖玻片或玻片上,放一滴帶有剛形成不久的赭色絲細菌鐵質線体的水滴,小心地塗开,並在空气中涼干。如果用加热法固定干塗片,然后染之以一种細菌学上常用的顏料(例如:龙胆紫),那么鮮艳着色了的細胞显著地呈現在微着色的,或是完全無色的皮鞘之內。

其他的染色法可以产生更加清晰的結果。首先用 5% 的黃血鹽溶液和稀鹽酸处理制片,随后小心地用水洗去,最后用碘化鉀的碘溶液加以处理。則在这样的制片上,被碘染成黃色或黃褐色

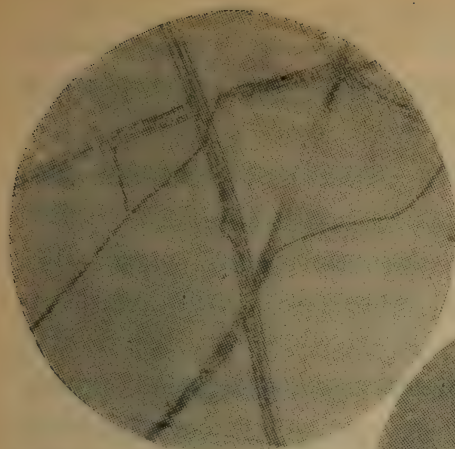


圖1 几条几乎达到最大宽度的
赭色絲細菌皮鞘(無細胞), 和一
← 条細長皮鞘(其內帶有細胞)。有
的地方粘在赭色絲細菌皮鞘之上
的細長的細菌綫体, 看来, 是屬於
纖維絲細菌(*L. trichogenes*)的。
放大2,000倍。

圖3 中央是一条不分节的赭色絲
細菌綫狀, 是由一片原生質團構成
的, 無皮鞘。左邊——几条同一种
鉄細菌的皮鞘。放大2,000倍。

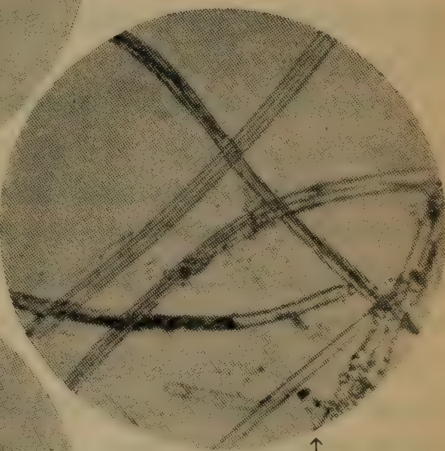
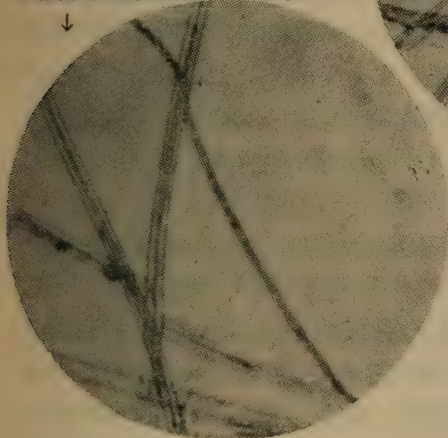
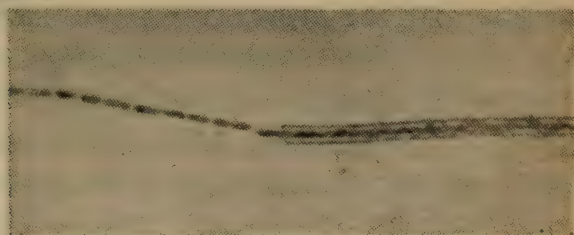


圖2 几条其內帶有細胞的赭色
絲細菌的皮鞘。下面最旁边是一
条赭色絲細菌的老皮鞘, 披有疣
瘤狀贅生物。放大2,000倍。

圖4 从皮鞘爬出的赭色絲細菌
綫体。放大2,000倍。



的細菌細胞，顯著地呈現於鮮藍色的皮鞘之內。可惜，這種顏色保存不久，不宜於製備永久制片。

用顯微鏡檢查以這些方法之一製備的制片時，一望而知，空的皮鞘遠比含有細胞的皮鞘占優勢。整個細胞（甚至是新鮮的、剛剛形成的沉淀中的細胞）原生質的总量，和這些細胞所分泌的氧化鐵之量比較起來，是小到看不到的。顯然，這種物質是在不停地並且是用很大的速度分泌着的。

正如上面已經提到過的，赭色絲細菌的細胞往往形成相當長的小鏈或線體。呈圓柱狀。寬度約等於 1μ ，長度則變動於 $1-5\mu$ 之間。常常有許多線體，分別不出獨立的細胞，好像是由一片原生質團所組成的。可以把它們看作是這種鐵細菌的巨大細胞。在分隔清楚的線體方面，單個的細胞有時用很細長的原生質物質的小橋相互地联接在一起，鞘絲細菌(*Cladothrix*)方面就常有這些小橋的記載。但是不少的線體乃是由一個個完全分離的細胞所組成的。

絲細菌多細胞的線體的長度是很少超過 $400-500\mu$ 的。而皮鞘的長度則往往達到一厘米($10,000\mu$)，甚至還要長些。由此可見，分泌皮鞘的細胞應該是逐漸地在皮鞘內移動着的。

根據用剛剛形成了的沉淀所製備的制片，不難觀察出形成鐵質皮鞘的各個階段。起初它們呈柔軟而薄的無色膜狀，勉強可以用龍胆紫染色，在稀鹽酸中完全溶解，並且形成普魯士藍的清楚反應。以後，皮鞘逐漸變粗大，黃色日愈加深。同時它們的折光性增加，皮鞘的輪廓因之變得更顯著。老的、完全形成了的皮鞘則根本不能用龍胆紫染色，但是在稀鹽酸中仍然完全溶解。因此可以斷定，它們的化學組成並未發生重大的改變。

值得注意的是，完全不分隔的或是由較長細胞所組成的細菌線體，往往披有很薄的皮鞘。皮鞘達到充分厚度的地方，只間或地發現單個的，大半是短的細胞，更其頻繁的是沒有任何細胞。

不應該忽視，在制片固定和染色的時候，細胞的大小和形態是

会稍微有些,而且是不相同的改变的——取決於它們是处在比較年輕的或是处在比較年老的皮鞘里。也就是說取決於它們是处在薄壁的,或是处在厚壁的皮鞘里。第一种情况,在制片干燥时,皮鞘在粘着在玻片上的同时,变扁了並且变得——和其中所含有的細胞一道——十分平。这样一来,所有的細胞就以自己寬的一面朝向研究者的視線,使他覺得大小有所增加——至少在寬度上。相反的,在制备制片时,老的、厚壁的皮鞘却保持着自己原来的圓柱狀,而处于其中的細胞,則在干燥时蹣縮,变为薄片,根据研究工作者看来,这些薄片有时寬,有时狹——取決於它們是怎样地排列在皮鞘腔之內的。而整个細菌綫体这时就往往呈不規則的“之”字狀,因之这种形狀乃是人为的構造。

正如已經說过的,赭色絲細菌的皮鞘之中(甚至是新形成了的皮鞘)总是完全不含有細胞的皮鞘占多数。可見,这种微生物的細菌綫体應該是常常脫离皮鞘,以从皮鞘爬到週圍的水里。这些从皮鞘摆脫出来的綫体,無論是在生活情況下,或是在已染色了的制片上,实际上都是不难看到的。

剛剛离开皮鞘的綫体是完全裸露着的。稍晚它們分泌薄的皮鞘,薄皮鞘从一开始起即可以尽溶於鹽酸中以形成普魯士藍的清楚反应。这个事实是值得特別注意的,因为它和氫氧化鐵之在鐵細菌細胞表面沉淀的原因的問題有着直接的关系。有些研究工作者,从孔恩(Cohn)和維諾格拉得斯基开始,認為这种过程是生物化学現象,是由微生物的生命活动所引起的。另一些研究工作者,特別是莫立施和其学生,則否認活細菌細胞直接参与鐵之沉淀,並且試圖以物理化学观点来解釋它。不过彼此都同意,鐵只能在皮鞘內沉淀,而皮鞘是由有机物質組成的,並且逐漸由於氧化鐵分子浸入其中而变粗大。

但是,我們的观察指出,在赭色絲細菌方面,鐵沉淀过程是按另一种方式进行的。这里根本沒有由有机物質組成的皮鞘。細菌

細胞所分泌的，沉淀在其旁側表面成為相當厚的層狀物質，一開始就是專門由某種完全溶於鹽酸中的鐵的氧化性化合物（大概就是它的氫氧化物 $\text{Fe}_2(\text{OH})_6$ ，或者是任何其他的、特性与之相類似的 Fe_2O_3 和 H_2O 的化合物）所組成的。在闡述鐵細菌生理學和形態學的第二章中，我們再回頭來談這個問題。

關於赭色絲細菌如何繁殖，實際上我們是一無所知的。文獻中，有關於這種細菌有游走子和不動分生子形成的記載，但看來都是屬於另一種——厚鞘絲細菌 (*L. crassa*)（以前人們不能把它和赭色絲細菌區別開來）。不得不奇怪，這種分佈得如此廣泛的鐵細菌的生理學和發育史，在這以前被注意得是怎樣的差啊。

赭色絲細菌的头一個記載是寇青格所提供的，在他的“普通藻類學”198頁上，我們找到這個類型的下列簡短診斷：“*L. fluctuans, natans, ochracea, trichomatibus curvatis, intricatis, subtilissimis*, (直徑 $1/500$ — $1/1,200$ ”), *articulis globosis vel oblongis*”。稍後其他作者們（左甫夫 Zopf, 1882；米古拉 Migula, 1900）更以一個重要的特征補充了這個描寫：具有皮鞘，顯然，寇青格還不能把這種皮鞘和其中所含的細菌線體區別開來。

維諾格拉得斯基 (1888) 為他記之曰赭色絲細菌的線狀鐵細菌提供了很詳細的形態特征。但是，事實上正如我們不久將要看到的，他所研究的是厚鞘絲細菌。後來莫立施 (1910a 與 b) 和李斯克 (1919) 重複了同一錯誤。

首先企圖比較詳細地描寫真正赭色絲細菌的形態和發育史的是愛立斯 (Ellis, 1907, 1910)。可惜，他的工作僅僅是一個常見於鐵細菌研究史中的，混淆這種微生物的“代謝作用形成的產品”和分泌這種產品的細菌細胞與線體的突出的例子。愛立斯到處把空的、為赭色絲細菌 (*L. ochracea*) 細胞所遺留下來的皮鞘當作是這種鐵細菌的活線體。他仔細而詳盡地描寫了這些“線體”的假想的分裂，甚至描寫到這些線體可以形成分生子，分生子似乎是在“細

胞”縱側之外發生，成功不大的突起，逐步增長，分節，和出芽以開始產生新的線體。

我們知道，在製備細柔而易折斷的赭色絲細菌皮鞘的制片時，特別是在彎曲或壓緊的部分，往往會形成簡單的橫的裂痕，觀察愛立斯的繪圖，不難相信，他把這些裂痕當作是分裂圖了。說到假想的“分生子之形成”，那麼愛立斯的相應的繪圖清楚地證明，作者是被那些在老而空的赭色絲細菌皮鞘的表面上常常看到的、含鐵質的突起給弄錯了。這些結構之在這裡發生，大概是由於某些沒有微生物參加的物理化學過程所引起的。

把皮鞘物質和細菌細胞的原生質混為一談，乃是愛立斯所有這些錯誤的邏輯上的結果。根據愛立斯的意見，赭色絲細菌細胞的原生質的特徵在於本身的無結構性（密度均勻），在於能完全溶解於鹽酸中（愛立斯，1907，第503頁）。而在另外一些地方（愛立斯，1910，圖15）作者甚至把在乾燥制片時常常在皮鞘之內出現的氣泡，也當作是原生質了！

看來，愛立斯始終也沒有看到過赭色絲細菌真正的含有原生質的細胞。這是無須乎奇怪的，因為作者自己作研究的時候所應用的，完全是很早就已經形成了的鐵質沉淀，並且有的時候，在顯微鏡下觀察標本是在標本採取之後隔了很長的時間才進行的。

雖然愛立斯的材料是經受不住嚴厲的批判的，但是它們卻已包括入某些教科書之內了。比如：貝涅克（Benecke, 1912）就詳細的引証了這些材料。誠然，作者也感覺到“分生子之形成”是極為可疑的，但是他還是建議“如果描寫的正确性以後被証實的話”就構成名曰分生孢絲細菌（*Conidiothrix*）的新屬。

不容懷疑，愛立斯一切錯誤結論的根本原因，就在於他所研究的只是偶然獲得的老沉淀的標本，並且把自己一切關於赭色絲細菌形態和發育的結論，都寄託在對它們的顯微鏡的研究上。正如維諾格拉得斯基（1922）所正確地指出的，這個工作方法是不能得出

好的結果的，老的沉淀往往已經不含有活的細胞了。在最好的場合下，它們墮落到這裡的為數極少，並且只是呈休眠狀態的。

可惜，遠不是所有的研究工作者都能夠清楚地了解，這種研究鐵細菌方法是不合適的。哈德爾(1919)的著作就是一個證據。在說明赭色絲細菌(*L. ochracea*)的記載的9頁上，在大批的繪圖和顯微照相之中，是決找不到一個，在其線狀皮鞘之內可能繪有這種鐵細菌的細胞的。作者(和愛立斯一樣主要是研究了老而空的皮鞘)指出，他只能間或觀察到有分成細胞的線體。而在大多數情況下，他並不能夠發現有任何細胞。哈德爾(Harder)甚至提出了一個有兩個獨立類型存在的可能性的假定；根據他的意見，兩個類型中的一個，應是由真正的細胞所構成的。而另一個則是由“由簡單的，不分化的，好像是嘉氏鐵柄桿菌(*Gallionella*)與螺柄細菌(*Spirophillum*)的線體”所組成的(哈德爾，1919，第22頁)。可見，作者顯然絲毫不懷疑，這些“簡單的，不分化的線體”，即空的皮鞘，同樣也是活的結構。

這樣一來，我們認為，寇青格借助於自己簡陋的顯微鏡，就能確定赭色絲細菌的線體區分成“*articuli glolosi vel oblongi*”，要比較配制有完善得多的顯微鏡技術裝備的，某些現代研究工作者更要近乎真理了。

最後讓我們來簡短地擇要的講一下為量不多的，我們現在所擁有的，關於赭色絲細菌的形態和發育史的資料。

這種微生物多半呈自由游動的，相當長的圓柱狀線體，常常顯著地分成個別的細胞，具有從旁側表面分泌由氫氧化鐵組成的皮鞘的能力。皮鞘最初是很薄的，逐步變粗大直到直徑達 3μ 。皮鞘形成時，細菌線體慢慢地，不停地在其內向一個方向運動，終於向外爬出。這樣一來，就產生了空的鐵質小管，比起形成它們的細菌線體來還要長得多。這些小管(皮鞘)的表面十分光滑，是由折光性強大的、均勻而透明的淡黃色物質所組成的。它們的厚度在全

部長度上都是均等的。这种微生物从来也不形成分枝与固着在实物上的类型。細胞的寬度不超过 1μ ，長度則变动於 $2-5\mu$ 之間。有时細胞間之間隔並不存在，整个線体好像是一个巨大細胞。未見有游走孢子与分生子之形成。

2. 厚鞘絲細菌 (*Leptothrix crassa* Chol.)

Syn.: *Megalothrix discophora* Schw., *Lept. Meyeri* Ell.

这种鉄細菌在自然界中分佈之广不亞於赭色絲細菌，無論是在活水中或是在死水里都有。虽然分佈也很广泛，但是这种鉄細菌不能如上述的那种鉄細菌一样的惹人注目。这乃是因为在厚鞘絲細菌 (*L. crassa*) 方面，作为貯水池中有線狀鉄細菌存在標誌的空的鉄質皮鞘，沉淀得比赭色絲細菌慢得多，而且永久也不能形成作为赭色絲細菌特征的，那样巨大的集团。显然，厚鞘絲細菌的 $\text{FeO} \rightarrow \text{Fe}_2\text{O}_3$ 氧化性作用的强度較小乃是这种差異的基础。

厚鞘絲細菌的鉄質皮鞘从来也不能达到像赭色絲細菌那样的長度，但是在寬度上則往往超过它們，皮鞘之厚达 $10-15\mu$ 者，並不罕見。其体之一端显著地变狹窄，所以不难看出其基部較寬而頂端較狹。这种鉄細菌的線体，往往以其基部固着在位於水中的任何物体之上。不过，在比較稠密的，沉在水中的厚鞘絲細菌集团之內，人們都很常常的找到完全游离的，不固着的線体，作紡錘狀，同时向兩個相反方向生長。游离的線体也好，固着的線体也好，都是常作不規則的弯曲的。赭色絲細菌所永远也不会有的分枝类型，在厚鞘絲細菌方面則是極其常見的。

厚鞘絲細菌和赭色絲細菌之間，最主要的區別在於其皮鞘的独特結構。厚鞘絲細菌的皮鞘不是由均勻而透明的物質組成的，而是由松軟的細微顆粒狀的物質所組成的。所以厚鞘絲細菌皮鞘的外表輪廓往往是不整齐的，是稍稍有点“被腐蝕”的。同时厚鞘絲細菌的这些結構不如赭色絲細菌的透明，其特点是比較更鮮黃

些,甚至是呈銹褐色的。

厚鞘絲細菌皮鞘的,和腔或管交界的最內層,显然是由比較緊密的,化學成份和皮鞘其餘部分不相同的物質所組成的。有的时候皮鞘之基本而較松軟的物質,在各種外界因素影響之下,破壞了,這時比較緊密的內層就向外突出成細管狀,它大約就是真正的皮鞘了——細菌線體從其生命活動一開始起即分泌出的保護性的結構。在厚鞘絲細菌方面和在赭色絲細菌一樣,氫氧化鐵不是在膜內,而是在膜的外表沉積的。

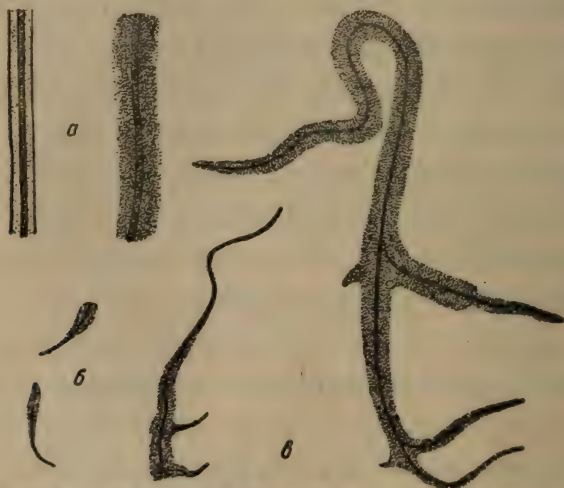


圖5 a. 左邊——赭色絲細菌皮鞘的一部分,右邊——厚鞘絲細菌,放大約2,000倍; b. 不動類型的厚鞘絲細菌,放大約500倍; c. 自由漂浮的分枝類型的厚鞘絲細菌;放大約1,200倍。

在用稀釋了的鹽酸處理的時候,厚鞘絲細菌的皮鞘往往並不完全溶解。顯然,它們除了含有氫氧化鐵之外,還含有某種無機物質,也許還含有有機化合物。

所有這裡所指出的厚鞘絲細菌和赭色絲細菌之間的區別是如此的明顯,以致在自然界中觀察它們的時候,幾乎是不可能把這兩種細菌混淆起來的。即使是在厚鞘絲細菌的皮鞘長得比較長而

且又不很膨脹的情況下，皮鞘的獨特結構，也可以馬上顯示出它們正是屬於這一種的，而不是屬於赭色絲細菌的。

不用說，可能有人認為所記載了的兩種類型，並不是獨立的菌種，而僅僅是同一菌種的變種，是由於某種外界環境的作用而發生的。但是，這是和實際情況不相符合的，實際情況下是赭色絲細菌與厚鞘絲細菌在各種極不相同的外界條件下，可以堅強的保持自己的一切基本特徵。兩種細菌往往在一起出現，即使在這些條件下，它們的特徵仍然是很顯著的。並且直到現在人們也沒有能發現有任何的過渡類型。

但是如果赭色絲細菌和厚鞘絲細菌皮鞘的不同特性，不能用外界因素的影響來說明，那麼顯然地，細胞原生質的特性就可以作為它們的基礎了。只這一事實就已足夠把記載了的兩個類型當作是兩個獨立的菌種了，不過為了徹底的解決這個問題，純種的分离和研究還是必須的。

從細胞的形態和大小來看，厚鞘絲細菌是顯著不同於赭色絲細菌的。像在赭色絲細菌方面所經常看到的那樣長的多細胞線體，在厚鞘絲細菌方面却是比較少有的現象。每一個皮鞘之內，通常總是只含有很少數的幾個細胞，在其最狹的部分，在頂端排成小鏈狀。像作為赭色絲細菌 (*L. ochracea*) 特徵的那樣巨大的不分節的細胞，我們從來也沒有在厚鞘絲細菌方面發現過。

厚鞘絲細菌以游動的圓柱狀細胞——游走子而繁殖，游走子在水中可作短時間的自由游動，以後即固着並開始產生新的細菌線體，逐漸的為鉄質皮鞘遮蓋起來。有的時候新的線體是由不動的細胞形成的，如果老的細菌線體，離開了自己的皮鞘，分解成為一些分生孢子的話。

年輕的剛開始生長的厚鞘絲細菌線體，在靜止的水里，無論是在水面或是在沉在水中的各種物體之上，都是很容易發現的。它們特別喜歡居住在線狀藻類的表面，有時在這裡形成結實的銹色

圓形小球。年輕的(厚鞘絲細菌 *L. crassa*)線體也往往固着在同一种菌的老皮鞘表面。於是就有可能产生上面提到过的分枝形态了。

虽然厚鞘絲細菌被分成独立的种比較迟(霍洛得尼, 19246), 但是在形态学和生理学上, 它却被研究得比其他鉄細菌好些。早在維諾格拉得斯基的著作(1888)中, 我們就已經發現这种細菌很詳細的形态学特征了。这位作者在自己試驗中培养过的, 和观察过的那些線狀細菌, 根据作者的描述看来, 乃是固着的, 往往分枝的类型, 它們的皮鞘显然是自基部至頂端漸变狹窄的。根据这些特征来判断, 維諾格拉得斯基所研究的, 無疑的是厚鞘絲細菌, 虽然他認為可以把他所研究过了的类型放在寇青格所确定的赭色絲細菌种之內。

莫立施(1910 a)同样也把兩種菌統称为赭色衣細菌 (*Chlamydothrix ochracea*)了, 虽然, 根据他的繪圖和描述多少可以判断, 他已經看到了典型赭色絲細菌和厚鞘絲細菌了。著者在其著作 42—43 頁上的說明是特別富有意义的。他在这里报导, 在自然界中, 赭色衣細菌 (*Chlamydothrix ochracea*) 的皮鞘是要随着年齡而“丧失自己膠狀特性, 变成細而光滑的褐色小管的。”“自然界中常見於沼澤草地水中的赭石色团塊——他繼續写道——大部分是由薄而易断的小管子所組成的。”根据这个說明来判断, 可以認為, 按照莫立施的見解, 赭色絲細菌的典型皮鞘是生命短促的厚鞘絲細菌皮鞘, 在其由松软而不坚实的物質所組成的外層破坏之后發生的。事实上这样一个轉变不用說永远也不会有的, 而我們上面所記載的厚鞘絲細菌皮鞘的薄的內管, 是和赭色絲細菌的皮鞘毫無共同之点的, 並且在沼澤水中並不形成, 和后者一样大的“赭石色团塊”。过了一个时候以后, 它們同样是要消失得無影無跡的。

在有利的条件下, 厚鞘絲細菌的厚皮鞘, 間或可以很長时期的, 保存在鉄質水中所形成的沉淀中而没有什么变化; 某些研究工作就曾經在这里找到过它們。比如施魏尔斯(Schwers, 1912)

就曾經在很多鉄質水的淤泥标本中,找到过一种类型,把它記載作独立的种名曰巨絲菌 (*Megalothrix discophora*), 归入線狀鉄細菌。它的主要特征: 皮鞘厚, 直徑达 12μ , 膠質, 細微顆粒狀結構, 表面不整齐, 內腔寬約 $1-1.5\mu$; 具有固着圓盤, 自基部至頂清楚的变狹窄, 有时分枝。

这个記載沒有遺留下任何的疑問, 施魏尔斯所研究的是厚鞘絲細菌; 这种結論已經由解釋其著作的显微照相所証实。由於作者把研究工作局限在老的淤泥标本上, 所以他不能追循他所發現的鉄細菌的發育史, 也不能确定該菌和維諾格拉得斯基 (1888) 与莫立施 (1910a) 早先所記載的类型的同一性。

爰立斯 (1908, 1913) 同样也提到, 他曾經在鉄質水的沉淀里, 發現有線狀細菌, 其不同於赭色絲細菌之处, 在於皮鞘比較厚, 和“缺乏鮮明的外部輪廓”。最初, 爰立斯認為可以把这个类型分成独立的种名, 曰 *Leptothrix meyeri*, 但是后来却又得出結論道, 他所發現的不过就是膨大得很厉害的多孢鉄細菌 (*Crenothrix polyspora*) 線体的遺体。而事实上, 爰立斯所記載的結構, 大約也就是厚鞘絲細菌 (*L. crassa*) 厚皮鞘的碎片。

最后, 諾曼 (Naumann, 1921) 在自己一个著作中, 簡短的描述了被他算作是褐色假枝鞘細菌 (*Clonothrix fusca*) 的線狀細菌, 但是事实上这些線狀細菌是完全和厚鞘絲細菌線体相似的。無論是諾曼的繪圖, 或者, 他的显微照相, 特別是后者 (參看, 比如他的表 III 上的圖 1) 都可以使我們相信这一点。

值得注意的是, 在最初由莫立施 (1910a) 分离出的, 随后李斯克 (1919) 又分离到的線狀鉄細菌的純培养中, 根据所有的資料看来, 兩位作者所研究的, 不是如他們所認為的, 是赭色絲細菌而是厚鞘絲細菌。仔細地檢查相应的繪圖, 就足以确信不疑了。比如在莫立施 (1910a) 著作中的表 III、圖 14a 所繪的, 就是固着的線体, 自基部至頂端大大地变狹窄, 好像是厚鞘絲細菌的特征似的。又

在李斯克的著作中，圖 6 上所繪的皮鞘碎片，要比赭色絲細菌的皮鞘厚得多了，其不同於赭色絲細菌之處，在於外部的邊緣不明顯和模糊不清，而這種邊緣是常常可以在厚鞘絲細菌方面發現的，是它所形成的鐵質小管的松軟結構的結果。

這兩位上述的作者指出，他們有的时候，企圖借助於經過多次考驗過的方法，以獲取純種的赭色絲細菌，可是這些企圖仍然是完全沒有成功過。莫立施想用所使用的營養基質的精細化學特性來解釋這種失敗；李斯克則企圖從赭色絲細菌只有在一定發育階段中方可以在人工培養條件下生長方面尋找理由。但是，兩位作者所指出的失敗的真正原故，大概是在於所採集的接種用材料只含有真正的赭色絲細菌的線體，其中根本沒有厚鞘絲細菌的活細胞。要知道在自然界中這兩種細菌遠遠不是經常存在在一起的。同時，正如我們以後將要指出的，莫立施和李斯克所用的方法，也僅僅是只適合於培養厚鞘絲細菌的。

最後，讓我們再一次簡短的列舉一下厚鞘絲細菌的主要形態學特徵。

厚鞘絲細菌——披有鐵質皮鞘的線狀細菌，從形態和大小來看，其細胞和赭色絲細菌的細胞並無明顯的區別。常以基部固着在某些不動的物體之上。但也有自由游動的線體。對於不動的類型，人們可以區分出較寬的基部和較窄的頂端。而自由游動的類型的皮鞘則均勻地自中央向兩端變狹窄。分枝的類型也常見。皮鞘的厚度變動範圍很大，有時可達 $10-15\mu$ 。其組成，大約除了氫氧化鐵和其他無機物質之外，同樣也有有機物質。其特徵在於具有松軟的細微顆粒結構；只有它的薄的內層是比較結實的結構。皮鞘始終染成鮮黃色或銹褐色。以游走子和不動分生子芽生新的線體而繁殖。

3. 纖叢絲細菌 (*Leptothrix trichogenes* Chol.)

Syn.: *Toxothrix ferruginea* Mol.

这种細菌被發現得比較晚(霍洛得尼, 19246), 其形态和發育史也研究得很少。

纖叢絲細菌 (*L. trichogenes*) 有兩個主要特征是不同於這一屬鉄細菌中前面記載了的兩個種的。第一, 它的細胞远比赭色絲細菌和厚鞘絲細菌為狹, 寬度往往不超過 0.5μ 。第二, 堆積於細菌線體旁側表面的氫氧化鉄, 不是像提到過的兩種一樣地堆積成一層, 而是由極多數的細而長的細毛或纖維組成的。這些細毛, 有時一個緊挨着另一個, 共同形成相當密集的近乎圓柱狀的小帶, 有時則一個個地分開, 從而清楚地顯露出自己的獨立性來。

細菌線體位於這些小帶之內, 組成小帶的細毛中間。在生活期間(in vivo) 很容易看到, 在不利的情况下, 細菌線體就向外爬出。細菌線體一面爬, 一面在自己後邊引帶着一定數量的緊貼着線體的細毛, 而這些細毛又因磨擦的結果, 便移動了和其相鄰近的另一些細毛。這樣一來, 就產生了如圖 6 或圖 8 所繪的特殊的“線圈”了。這種現象不難人工的加以重複, 只要在一隻手里抓一把緊密的細紙條束或絲線束, 另一隻手慢慢地由其中向外拉直若干條線就可以看出。

在從皮鞘爬出的時候, 纖叢絲細菌 (*L. trichogenes*) 的線體幾乎總是呈彎曲的弧狀的, 形态上好像拉丁字母“U”字, 並且弧的凸出的一面一定是朝着運動的前方的。

纖叢絲細菌 (*L. trichogenes*) 之頭一次被發現是在基輔近郊。在基輔近郊各種不同的蓄積有水的地方都可以發現它: 森林的小溪流里, 含有鉄質水的井中, 在沼澤的草地上等。在高加索, 我們也曾經在流動很快的山間溪流里, 在石頭的表面, 大量的發現它, 在這些地方它之所以能站住腳, 乃是因為自己具有牢固地粘在固體實物之上的能力, 水僅僅只能帶走被扔下了的空皮鞘。

和本屬中之前述兩種一樣, 纖叢絲細菌 (*L. trichogenes*) 在自然界中的分佈也是很廣泛的。它之所以長期沒有被大家知道, 一部

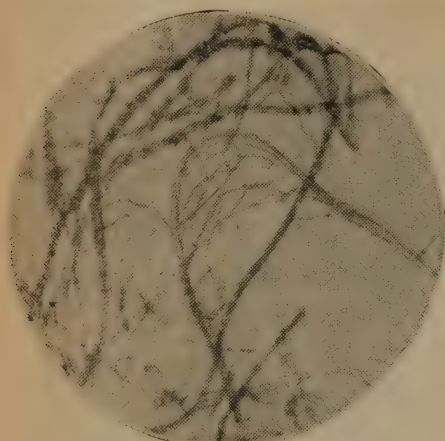


圖6 由最細的細毛小束組成的纖維絲細菌的空皮鞘，放大約1,500倍。

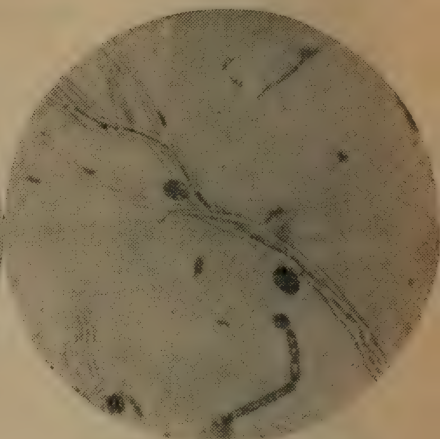


圖7 纖維絲細菌的線體，包有強烈折光的皮鞘細毛。放大約2,000倍。

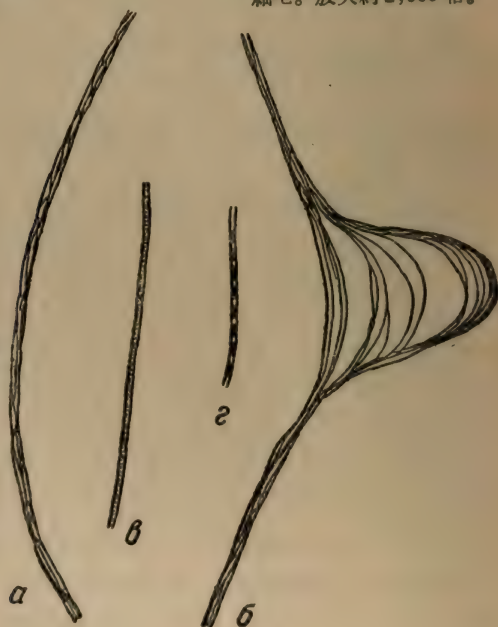


圖8 a和b. 纖維絲細菌的皮鞘；a. 這種細菌不分节的線體；c. 划分成細胞的線體。

分原因是因为它的皮鞘的坚固性比較小，另一部分原故則是因为它的呈圓柱形的小帶或瓣帶狀的部分比較結实，表面上看来很容易被当作是赭色絲細菌的皮鞘。

研究纖叢絲細菌(*L. trichogenes*)，正如研究其他鉄細菌一样，观察小水缸中的試驗室培养，可以得到很好的結果。注 2—3 升来自鉄泉或其他可以發現有纖叢絲細菌(*L. trichogenes*) 皮鞘遺体的貯水池的清潔水於一寬大而敞开着的环境中，靜置於与該菌天然駐地的温度相近似的温度之下。10—12 小时之后，原来完全透明的水缸水中，就出現有很多的黄色絮花，慢慢沉淀至容器的底部。

显微镜下檢查这些絮花，我們看出，它們是由極多的、一个个乱堆在一起的纖叢絲細菌(*L. trichogenes*) 皮鞘所組成的，其中有些地方可以發現有这种鉄細菌的，爬动很快的活線体。用这种材料，不难通过一般的方法，制作成染色制片，並且在这种制片上的纖叢絲細菌(*L. trichogenes*) 線体好像赭色絲細菌制片上的線体一样，可以显著地显出本身鮮明的顏色来，而其皮鞘則几乎不着色，仍然保持其天然的赭黄色。不过在这些制片上，往往不能在皮鞘之內找到細菌的線体，也不能查明其与这些結構的关系。而佔多数的乃是已被鉄細菌拋棄了的空皮鞘，因为皮鞘構造特殊，鉄細菌很易向外爬出(其單个細毛容易相互分开)。

为了研究清楚纖叢絲細菌(*L. trichogenes*) 的活線体在皮鞘內怎样排列，和在天然条件下它們怎样生活，就必须使用其他的研究方法。在确知有这种微生物活細胞存在的水缸中，放一塊平的軟木塞在水的表面，軟木塞的下方(以盖玻片之角)插入盖玻片若干个(圖 9)。只要讓这个軟木塞平靜的浮在水缸中大約 24 小时，那么在这段时间之內，就有很多的纖叢絲細菌線体附着在沉在水中的盖玻片的表面上。这时只須把这些盖玻片从水中取出，小心地用吸水紙除去多余的水，之后，很快地在空气中使之干燥，那么細菌即沒有足够的時間从皮鞘爬到外边来了。固定和染色之后，

人們就很容易地在這些小玻片上發現纖叢絲細菌的皮鞘，發現皮鞘之內染色鮮艷的細菌線體（參看圖7），清晰地呈現於折光性強大的赭黃色鐵質細毛束的里面。

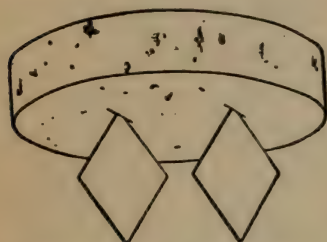


圖9 軟木浮子，有兩塊蓋玻片固着在其下側表面。

在同一些制片上，有時還可以發現一個有趣的現象。正如上面提過的纖叢絲細菌的線體，當其在任何固體實物的表面爬行的時候，往往作弧狀，其凸出的一端指向運動的方向。因而弧形線體的兩個游離的頂端，則拖在弧的前端之後，彼此始終相平行。又因為整個細菌線體在蓋玻片上移動時，隨時分泌呈細毛狀的氫氧化鐵，所以每一游離頂端之後，均在蓋玻片上遺留下了一道痕跡或相當長的細毛束狀，並且相互很精確的平行着，好像鐵軌一樣，有時可以維持很長的距離。這種鐵細菌所建成的“鐵軌”的一小部分已經描繪在圖10上了。



圖10 由鐵細菌（纖叢絲細菌）構成的一段“鐵軌”。放大約800倍。

觀察活的，或是染色制片中的纖叢絲細菌，不難理會到，在纖叢絲細菌方面，呈長而無節的線狀的“巨大細胞”出現得比在赭色絲細菌方面更頻繁。同時也可以看到一些清楚地分成許多細胞的線體，並且線體中的細胞長度變動很大。

還應該指出，纖叢絲細菌的皮鞘可以完全溶解於鹽酸中，如

以 $K_4Fe(CN)_6 + HCl$ 的溶液处理之,則染成鮮藍色。

这种鉄細菌是否可以形成游走孢子和不动的分生子,則不清楚。

最后再談一下头一次認識这些微生物的时候,自然而然会發生的問題:它的始終是由極多細毛所組成的皮鞘的特殊結構,應該如何加以解釋?

假定这些細毛是鉄細菌的無數線体“脫壳”的产物,这是很自然的。氢氧化鉄,在纖叢絲細菌方面,正好像在本屬中的其他菌种方面一样,大概由線体整个旁側表面均匀地分泌出来,开始从各个方面以極薄的一層复盖着線体。但是纖叢絲細菌这种“原始”皮鞘,从来也不能达到很厚的厚度。很快的就要沿着整个細菌線体的全部長度上形成縱裂;之后,皮鞘即脫离細菌的表面,並且由於自身的彈性,而縮成更狹的小管或細毛,留於細菌線体之旁。

很多这样被相繼扔下的“原始”皮鞘組成了比較龐大的皮鞘,作巨大的細毛束狀,从各方面包圍着細菌線体,可以叫做“从生的”皮鞘。被扔下的“原始”皮鞘的粗細:不超过 0.2μ ,而細菌線体的直徑則大約等於 0.5μ ,說明是利於“原始”皮鞘收縮的假定的。

至於“原始”皮鞘的週期性地形成縱裂,可能是由於纖叢絲細菌線体的細胞膨压的週期性变动所引起的。極其可能的是,結实的鉄質皮鞘之在这些細胞的表面形成,阻碍了代謝作用,促使了滲透性活躍的化合物在原生質中累积,轉而导致了細胞膨压的增加和体积的扩大。於是細菌線体本身就从里面向其外之薄皮鞘施加压力,遂引起裂痕的形成。

这就是第一个可能的解釋。另一个可能的解釋,在於把“从生皮鞘”之鉄質細毛的形成和纖叢絲細菌線体的机械动作联系了起来。大家都知道,很多的低等植物(其中包括矽藻和藍藻类)之在固体实物表面滑行或爬行运动,乃是由於它們的細胞單向地向外分泌粘液的或膠态的物質,不停地把植物推向相反的方向。

有些細菌同樣具有“反作用力的”機制是大家都知道的：其中之一，當我們以後熟悉一下嘉氏鐵柄桿菌屬(*Gallionella*)中鐵細菌的記載時，就會知道。這些微生物的細胞，實際上只能以其一邊分泌(大約是通過細密分佈着的小孔的)膠態氫氧化鐵。如果能假定纖叢絲細菌細胞的一定部位上，存在有同樣的“分泌小孔”，那就說明，組成這種細菌線體的“從生皮鞘”的鐵質細毛的形成，和線體之能以在固體實物上爬行是同時發生的。

為了決定這兩個解釋，究竟那一個更近乎真理，那就必須要研究皮鞘的細毛結構了：如果它們是空的管子，就不得不偏重於第一種解釋；如果弄清楚了它們是內無腔道的一層膠質所組成的，這就是利於第二種解釋的重要證據。要解決這個問題，不借助於電子顯微鏡，恐怕是不可能的。

讓我們來把我們關於纖叢絲細菌的報導加以擇要。這種線狀鐵細菌，有時顯著地分割成個別的細胞，有時則呈不分節的線體。細胞的寬度不超過 0.5μ ，長度變動範圍很大。線體的長度無論是分割成細胞的，或是不分節的均可達 $300-400\mu$ 。兩者都具有活潑運動的能力，並且可以沿着固體實物的表面爬行。爬動的線體往往作弧狀，把自己凸出的一面轉向運動的方向。細菌線體所分泌的鐵質皮鞘乃是形成十分堅實的辮帶的，長而細的細毛束。其中有些地方可以找到寬的弧狀線圈，細毛在其中相互分開以保持相當大的距離。繁殖法不清楚。

4. 旋轉絲細菌 (*Leptothrix volubilis* Chol.)

這種微生物是不屬於典型鐵細菌的，看來像是線狀細菌和藍藻門的顫藻科(*Oscillatoriaceae*)中之間的一個過渡類型。也許，原先是把它記載作為藍藻的，名之曰 *Syngbya epiphytica* Hier 的。細胞中之完全缺乏色素使得它接近於細菌。

旋轉絲細菌(*L. volubilis*)的長圓柱狀線體，往往纏繞着各種

不同的線狀藻類〔單歧藻(*Tolypothrix*), 鞘藻(*Oedogonium*)等〕, 在其表面上形成相當規則的螺旋狀彎曲(圖11)。具有皮鞘, 皮鞘富有氫氧化鐵, 因此在自然情況呈下赭黃色, 在 $K_4Fe(CN)_6 + HCl$ 處理之後, 則變鮮藍。

這種細菌之區別於前面已記載過的其它線狀鐵細菌, 在於細胞大小比較固定: 寬 1μ ; 長 2μ 。線體和皮鞘在一起的厚度近於 3μ 。細胞可以在皮鞘內移動, 亦可從皮鞘向外爬出。但是, 旋轉絲細菌的完全空的皮鞘, 發現得不及在絲細菌屬(*Leptothrix*)中之其他各種那麼經常。

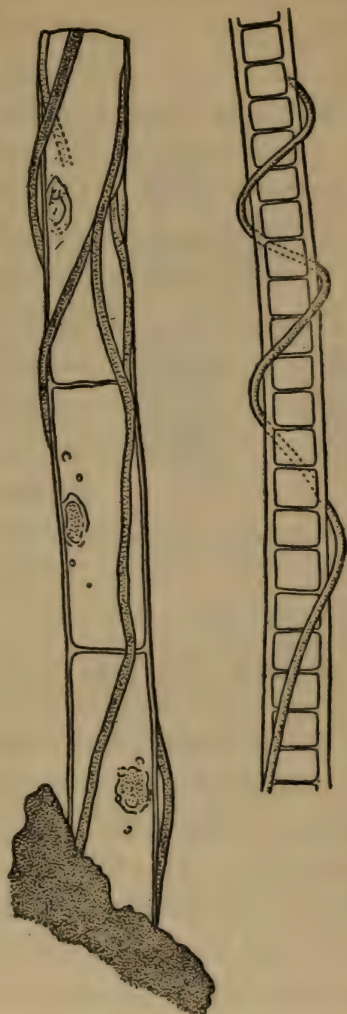


圖 11 纏繞着鞘藻(*Oedogonium*)(上邊)和單歧藻(*Tolypothrix*)(下邊)線體的旋轉絲細菌(*Lept. volubilis*)。放大分別為 500 和 550 倍。

5. 缺刻絲細菌 [*Leptothrix sideropous* (Molisch) Chol.]

1901 年莫立施記載了一種名曰缺刻衣細菌 (*Chlamydothrix*

sideropous) 的線狀而不分枝的細菌, 这种細菌常常發現於各种水



圖 12 鉄刻絲細菌(根據莫立施)。
放大約 2,000 倍。

生植物的表面上, 也可出現於水面上。線体的下端具有相当寬大的圓盤, 細菌即以之不移动地固着在实物之上; 圓盤含有很多的氫氧化鉄(圖12)。細菌線体是由很多長而細的(寬約 0.6μ) 圓柱狀的、包涵於很薄而無色的皮鞘之內的細胞所組成的。細胞不具有在皮鞘之內移动的能力。

用 $K_4Fe(CN)_6 + HCl$ 溶液处理时, 只有固着圓盤和皮鞘之基部染成藍色。由此可以断定, 鉄的氧化作用在这种微生物的生活上不起主要的作用, 因而它們不

会是屬於典型鉄細菌的。

(二) 鉄細菌屬 (*Crenothrix* Cohn) (或名繡細菌屬)

不动的、固着的線狀細菌, 形成相当稠密的菌叢。其線体近似圓柱狀; 有时頂端稍稍膨大。皮鞘最初無色, 稍后, 由於氫氧化鉄的沉淀而帶銹色。以不动的分生子繁殖, 分生子主要是在線体上端稍稍膨大的部分形成的。产生分生子的細胞, 通常不只可以橫分裂, 亦可縱裂。下面所記載的只有本屬中的一种。把傑克遜 (Jackson, 1902) 和多尔夫 (Dorff, 1914) 所記載的別的类型看作是独立的菌种, 是沒有足够的理由的。

多孢鉄細菌 (*Crenothrix polyspora* Cohn)

Syn.: *Clonothrix fusca* Schorl.

这种微生物是孔英头一个記載的，以后由於它們可以大量地在輸水管中繁殖，並且可以在别的微生物帮助之下，在輸水管中形成大量的氧化鉄沉淀，因而就更是尽人皆知了。在利於其發育的条件下和水中具有亞鉄的重碳酸鹽的时候，这些細菌有时可以大量增殖到这样一种程度，以致水管几乎完全阻塞，从而在居民点的給水工作中引起了严重的破坏。

多孢鉄細菌 (*C. polyspora*, 或称多孢繡細菌) 与其他以前已經講过了的線狀鉄細菌的区别，首先是細胞比較大。本菌線体的長度可达几毫米，寬度变动於 $2-9\mu$ 之間。線体是由皮鞘組成的，皮鞘之中排列有紧密地一个接着一个的細胞。細胞之中有些是呈圓盤狀的，它們的寬度远远超过了長度；相反地，另一些，則强烈的伸長，往往長達 26μ 以上。細胞的寬度也有变化，只是变化的范围比較窄—— $2-5\mu$ 。

線体頂端比較年輕部分的皮鞘薄而無色，基部則膨大很甚，並且由於鉄沉淀的結果变成黃色或銹褐色。

細胞可以离开皮鞘(一个个的或同时几个一起地)以移居至新的地方。除此之外，这种細菌还可以以分生子繁殖；分生子往往在線体之尖端形成，是以線体有时作球桿狀的膨大。分生子形成的时候，細胞作三个方向分裂。这乃是本菌显然不同於絲細菌屬 (*Leptothrix*) 中之所有其他各种的地方，絲細菌屬中之各种，在繁殖的时候細胞只能进行橫分裂。分生子球狀或短桿狀，大小極不相同——決定於依次分裂的数目(圖 13)。孔英分为小分生子(直徑 $1-2\mu$) 和大分生子(達 5μ)。彼此都有过渡形态。形成大分生子时，線体往往並不膨脹。

分生子不具有活潑运动的能力，但是可以随着水流从一个地方迁移到另一个地方。开始出芽产生新的線体。

1904 年沙尔勒尔(Schorler)記載了一种名为褐色假枝鞘細菌 (*Clonothrix fusca*) 的線狀鉄細菌，据他說：这种鉄細菌在形态上

很近似多孢鉄細菌(*C. polyspora*)。虽然如此,他还是認為有必要把他所發現的类型列成是一个新屬。可惜,在沙尔勒尔的著作中沒有繪圖。但是只要仔細地把他所作的新类型的記載和孔英所謂的 *C. polyspora* 的記載对照一下,就会自然而然的得出結論,這兩位作者所研究的是同一种微生物。

根据沙尔勒尔的意見,褐色假枝鞘細菌和多孢鉄細菌的基本差別在於褐色假枝鞘細菌可以分枝。“所以——他說——只要我們願意維持鉄細菌屬(*Crenothrix*)的診斷特征的原有概念,那就應該把这种假枝鞘細菌(*Clonothrix*)定为是一个新屬”。但是,如果我們採用的診斷特征,是孔英所加諸鉄細菌屬(*Crenothrix*)的,那么我們並不能在那里找到關於这种鉄細菌無分枝能力的任何啓示。相反的,这个診斷特征的最初几行文

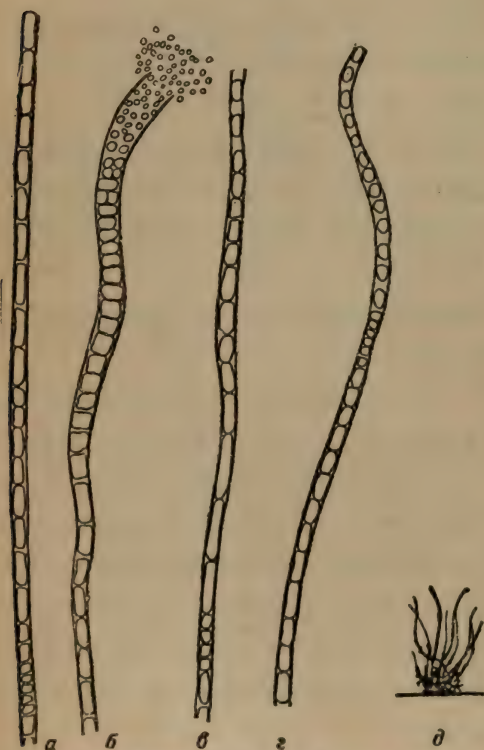


圖 13 多孢鉄細菌 a—d. 帶有小和大分生孢子的線體。放大約 2,000 倍。e. 菌叢的一部分。放大約 100 倍。(根据多尔夫)

字中就已經說到關於 “trichomata libera vel alia aliis affixa”, 也就是已經說到關於游离的或相互固着的線體了。孔英在自己著

作的 124 頁上指出,显然是由發芽的分生子發育而成的同种細菌之細小的線体,是常常固着在鉄細菌 (*Crenothrix*) 的老皮鞘之上的。这样一来,不規則分枝形态便产生了,其中之一已經繪在孔英著作的圖 1 上了。

高德尔的著作中,同样也繪有分枝明确的鉄細菌 (*Crenothrix*) 線体(1919,表 1 圖 4)。这里有些个别的線体相互紧密的连接起来,正如沙尔勒尔在其所發現的类型中所观察到的,是一样的(1904,680 頁)。

關於褐色假枝鞘細菌产生分枝的方法,沙尔勒尔認為是和絲細菌 (*Cladothrix*) 一样的,也就是借助於引起皮鞘凸出的單个細胞的增長而产生的。但是作者沒有引用維護这种假說的任何理由。另有一些研究工作者,承認沙尔勒尔所發現的类型的独立性,把它的分枝,完全按照孔英的資料繪下来。比如在科尔克 (Kolk, 1938) 的繪圖上,就明显地可以看出,褐色假枝鞘細菌的分枝只是一般年輕的固着在老皮鞘上的線体。

按照沙尔勒尔的意見,假枝鞘細菌 (*Clonothrix*) 的另一个典型特征是線体頂端逐步收縮,而在鉄細菌 (*Crenothrix*) 方面,則完全相反,線体頂端逐步膨大。但是从孔英的記載看来,多孢鉄細菌的線体只有在形成小分生子时頂端才显然变粗大。至於說到假枝鞘細菌 (*Clonothrix*),那么根据沙尔勒尔十分詳細的資料可以肯定,这种类型的線体,如不連同皮鞘一道考虑的話,它們或者是同样作圓柱狀,或者是甚至頂端稍稍膨大;后一个形态出現於形成分生子的时候。可見,如果沙尔勒尔說褐色假枝鞘細菌線体游离的一端逐步收縮,那么他所指的是細菌線体和皮鞘混在一起的总的粗細而言。根据沙尔勒尔的意見,皮鞘是隨年齡的增加而大大地变为粗大的。但是就是多孢鉄細菌,按照孔英的意見,在其老的皮鞘中也可以發現有氫氧化鉄的沉淀。

孔英和沙尔勒尔所記載的类型,在細胞的大小,和形成分生子

的方式上,都是互無显著差異的。

由此可見,这些类型之間的唯一真正区别,大概就在於皮鞘的厚度不等:假枝鞘細菌(*Clonothrix*)的皮鞘由於其中有氧化鐵的沉淀,所以比鐵細菌(*Crenothrix*)的皮鞘变粗大得更厉害。但是这个区别决不是本質的:同一菌种的个别鐵細菌,皮鞘厚度也可以随着环境之不同而有很大的变化,正好像我們在厚鞘絲細菌所看到的例子是一样的。

所有这些理由一度使我得出結論,沙尔勒尔所記載的类型,想来就是由於鐵在其皮鞘內大量沉淀的結果,外形上起了很大变化的多孢鐵細菌的普通变种。

多尔夫(1934)認為,把沙尔勒尔所記載的类型,分成是独立屬的根据是不够的,主張还是可以把它当作是鐵細菌(*Crenothrix*)屬中之一種——*C. fusca*。根据多尔夫意見,这个菌种之不同於多孢鐵細菌(*C. polyspora*)在於只可形成大分生子,虽然根据大小(橫徑約 2μ)看来它們是應該被列入小分生子的。科尔克(1938)同时指出褐色假枝鞘細菌沒有小分生子。但是根据孔英的意見,多孢鐵細菌分生子的大小变化太大,难以应用这个特征来确定新屬,甚至种。

沙尔勒尔(Schorler, 1904, 第689頁)正确地指出,我們在鐵細菌分类方面的知識是極其不能令人滿意的。“个别的种——他說——現在仍然被不同的研究工作者从这一屬搬至另一屬,很快地完全忽視掉原有的屬的特征”。加之,在微生物学的这一部門中,比起其他任何部門来,建立新种或屬一般都是比較更缺乏足够的根据,就更加引起混乱了。这样的毫無根据的、漫不經心的創造种的例子特别是在爱立斯(1910)和諾曼(1921)的著作中是很多的。沙尔勒尔本人当其以假枝鞘細菌(*Clonothrix*)新屬充实微生物学的命名法的时候,也沒有對於老的鐵細菌屬(*Crenothrix* Cohn)的特征加以足够的注意。

最后讓我們来总结一下，我們關於多孢鉄細菌的主要形态学特征的报导。

这种細菌的線体是由十分巨大的圓柱形細胞組成的，細胞的長度变动很大，寬度—— $2-5\mu$ 。線体頂端的皮鞘薄而無色，基部常常变(由於氧化鉄的沉淀)得較厚，並且成赭黃色。線体始終是固着不动的。有时發現有分枝类型。以不能活潑运动的分生子繁殖。分生子往往产生於線体的頂端(尖端)，由細胞向不同的方向分裂而成。分生子可以划为兩类：小分生子(橫徑 $1-2\mu$)和大分生子(橫徑到 5μ)。形成小分生子时線体的頂端显著膨大成球桿狀。而形成大分生子时，線体則一般不發生变化。

* * * * *

人們有时还把一种事实上和線狀鉄細菌毫無共同之处的类型——分枝鞘絲細菌(*Cladothrix dichotoma* Cohn) 归入線狀鉄細菌。在这个名称之下，孔英(1875)記載了的微生物是可以形成很細的(橫徑 0.3μ)双歧分枝的線体，常現於含有腐敗有机殘遺物的靜止的水中。在孔英的著作中，對於这种細菌線体之分泌或沉淀氧化鉄沒有作任何說明。相反的，作者一再指出这种类型之別於絲細菌(*Leptothrix*)，在於它的皮鞘完全沒有顏色。

以后的許多作者(布斯金 Büsgen, 1894; 費歇尔 Fischer, 1895等)，显然又在同一名称下記載了許多不同的別的类型。有关 *C. dichotoma* 細胞大小的材料就可以証明这一点。如果根据孔英，它們的寬度不超过 0.3μ ，那么根据布斯金則可达 2μ ，而根据費歇尔甚至可达 4μ 。極其可能的是，正如沙尔勒尔所指出的，由於對於老作者們的記載和診斷完全忽視的原故。某些研究工作者把具有含鉄質皮鞘的多孢鉄細菌的分枝線体当作是分枝鞘絲細菌了。米古拉(Migula, 1900)指出，鉄質水中分枝鞘絲細菌比較少。他又將其列入球衣細菌屬(*Sphaerotilus*)中去了。

二. 普通鐵細菌(簡單細菌)

(一) 嘉氏鐵柄桿菌屬(*Gallionella* Ehrenberg)

這一屬的細菌長成了的細胞的特征,在於作豆狀或棒狀。除此之外,這些細胞,看來好像螺菌或弧菌,有些作螺旋狀的彎曲,但是由於細胞的長度不大,所以它們的這種特性只有在根據氫氧化鐵分泌物觀察的時候才可以確定;直接在顯微鏡下觀察是不易看得出來的。

膠態氫氧化鐵是專門由細胞的凹面分泌出來的,並且在細胞凹下的一面形成逐步增長的小莖。呈相當寬的帶狀,螺旋狀纏繞於自己縱軸的周圍。

經過一定的時間之後,每一個細胞橫裂一次以形成兩個相同的(外形上)圓的,球狀的子細胞。這些年輕的細胞,在繼續自己的分泌工作的同時,開始形成兩條螺旋狀纏繞的比較窄的小帶或線體,隨著細胞的成長,逐步地變得更寬。

因為在每次分裂之後所形成的兩條新的小莖,都在一定的角度下分散成面,所以最後都成了大小可觀的雙歧分枝的小樹了,其主幹和全部枝條都是由氫氧化鐵組成的。並且樹的每一枝條都是由一個位於其頂端的細胞所構成的。

看來,只用按次序分裂的辦法進行繁殖。並沒有發現有任何運動器官。

屬於本屬的有三種: *Gallionella ferruginea*, *G. minor* 和 *G. major*。別的,其他各作者所記載了的菌種之被列入,是沒有足夠的根據的(參閱第四章)。

1. 嘉氏鐵柄桿菌 (*Gallionella ferruginea* Ehrenb.)

Syn.: *Spirophyllum ferrugineum* Ell.

這種細菌的研究史在某些方面是具有重大的意義的。愛倫堡

(Ehrenberg, 1836) 首先記載了一种名为嘉氏鉄柄桿菌(*Gallionella*¹⁾ *ferruginea*) 的类型, 將其列入“矽壳絲毛藻类”(кремнескорлупчатым инфузориям, kiesel-schalige infusorien), 視之如矽藻化的藻类。根据爱倫堡的意見, 这种微生物乃是細的, 念球狀分割的綫体, 以氫氧化鉄染成黃色(參看圖 14)。

后来不少的作者, 在一个相当長的时间內, 各以不同的名詞, 把同一种微生物記載成为是一种最簡單的藻类。同时習慣上还以为該微生物的綫体, 是由很多念球狀排列的小單位——細胞所組成的。格利費斯(Griffith) 第一个指出, 綫体的分割成念球狀應該視為是光学誤差的結果; 在較高倍的放大情況下, 不难确定, 实际上, 嘉氏鉄柄桿菌是由兩個独立的、一个圍到另一个螺旋狀卷起的綫体所組成的。由此可見, 根据格利費斯的意見, 所形成的結構好像女人的辮子一样, 其單个的股紋最初可能被当作是細胞。稍后米古拉(1897) 証实了这种說法, 並且就已經把嘉氏鉄柄桿菌归作是鉄細菌了。

虽然如此, 嘉氏鉄柄桿菌在細菌分类中的地位仍然是極不确定的。比如汉斯吉尔格(Hansgirg, 1893), 就把这种微生物看作是赭色絲細菌的一个發育阶段。米古拉起初不同意这种意見, 后来自己把嘉氏鉄柄桿菌归入衣細菌屬(*Chlamydothrix*), 根据是这种細菌似乎具有皮鞘。但是, 不久就弄清楚了, 这种断言是錯誤的, 因此莫立施(1910a) 就又恢复了 *Gallionella* Ehrenberg 这个老的屬名了。

又稍后, 李斯克(1922) 联系到納立斯對於細菌多形性的研究, 又提出了一种意見, 認為嘉氏鉄柄桿菌、赭色絲細菌和許多别的鉄細菌, 很可能只是同一种微生物的不同發育阶段。

1) 爱倫堡之所以这样称呼这种微生物, 为的是紀念他的法国朋友嘉隆(Gaillon), 並且各处都用此种拼音。后来他所定的这个屬名, 移动了一个字母变成了發音較好的拉丁文 *Gallionella*。



圖 14 嘉氏鉄柄桿菌(*Gallionella*)的線狀與帶狀小莖的碎片的各种不同的形态(a-o)(根据舒森顧特 Suessenguth)

關於嘉氏鉄柄桿菌在分类上的地位,意見之如此明显的分歧,是對於这种微生物的發育史和形态学的知識,極度缺乏和錯誤的乃直接結果。爱倫堡之后,很多闡述研究这种有意义的微生物的工作,儿几乎完全沒有成果,說明了所有这些作者所用的研究方法,

都是完全不能令人满意的,關於这个,我們在上面已經提到过了:他們都是局限於顯微鏡檢查原於各种貯水池中的,老的鐵質沉淀。同时假定鐵細菌恰恰是在这里,在沉淀中生活、生長和發育。但是实际上,正如已經指出的,研究老的沉淀,只能使觀察者認識鐵細菌生命活动的死的产物(圖 14)。要在其中發現活的細菌,特別是要弄清楚这些微生物的形态学的特征和發育史,几几乎是不可能的。

讓我們来看看几个例子,証明對於研究死的沉淀物所获得的資料不加分析的态度,使得某些作者得出了多么虛假的,有时是空想的結論。

米古拉(1897)企圖把嘉氏鐵柄桿菌(*Gallionella*)線体的螺旋狀弯曲的發生,也就是說把实际上是这种鐵細菌的,純由氫氧化鐵組成的死的小莖的發生,解釋成是它們的……接触兴奋性!

爱立斯(1907),和米古拉一样,把各种長度和厚度的,股紋數不等的嘉氏鐵柄桿菌(*Gallionella*)線体,看成是这种微生物的不同發育阶段。按照爱立斯的意見,嘉氏鐵柄桿菌(*Gallionella*)或以普通的“細胞分裂”,或以形成分生子而繁殖,分生子和在赭色絲細菌(參閱 27 頁)方面一样,似乎是直接發生於線体的表面的。

爱立斯在同一著作中(1907)記載了一种新的鐵細菌含鐵螺柄鐵細菌(*Spirophyllum ferrugineum*),其不同於嘉氏鐵柄桿菌(*Gallionella ferruginea*)之处,在於不是由線体組成的,而是由寬度不等的扁平小帶所組成的,这些扁平小帶好像嘉氏鐵柄桿菌(*Gallionella*)的線体一样,是作螺旋体纏繞的,並且形成“小瓣”。作者順便作出了正确的觀察,螺柄細菌(*Spirophyllum*)菌帶的不同部位的厚度是不相等的:邊緣比中央厚上將近兩倍(0.5 与 0.25μ),由於这个原故,这种結構的橫切面是凹心餅形的。對於这种新的鐵細菌和对典型的嘉氏鐵柄桿菌屬(*Gallionella*)一样,作者既不能發現有分割成細胞的情况,也不能發現有任何內部的分化。其次爱立斯提到關於螺柄鐵細菌的“無性分裂”,最后,詳細地討論到,

和他在嘉氏鐵柄桿菌屬(*Gallionella*)中所觀察到的完全類似的,表面分生子的形成問題。這一次詳細描述的,不只是分生子之從線體凸出,而且還有它們的構造,甚至還有發芽過程。根據愛立斯的意見,由分生子發生的“年輕的無性細胞”,開始也是具有活潑運動的能力的。不用說,作者在這種情況下,是被分子的布郎運動弄糊塗了。在顯微鏡下觀察一切懸浮於液體中的小顆粒時,布郎運動是時常可以看到的。

愛立斯的空想實在令人驚奇,他有時根據原先那樣浮淺的觀察就斷定,螺柄細菌(*Spirophyllum*)菌帶的特殊形態是由於“比如,粘液菌的游走孢子所完成的,類似阿米巴運動的隨意活潑運動”的結果所引起的,他有時還企圖確定一切已知鐵細菌之間的親緣關係,並且把假想分生子之在線體表面形成看作是那些類型,如赭色絲細菌和嘉氏鐵柄桿菌之間親緣關係相近似的證明。

愛立斯所記載的螺柄鐵細菌培養方法同樣也是很值得懷疑的,根據作者的說法,這個方法結果很好,其實質就是加少量新鮮氫氧化鐵沉淀入充滿有無菌泉水的容器中,隨後再接種入少量的螺柄鐵細菌的線體。兩三星期之後,即可在容器之底,看到有由同一一些粘帶有氫氧化鐵小塊的螺柄鐵細菌的線體所組成的銹色沉淀。顯然,這個方法也可同樣有成效地用於“培養”細沙和別的無生命的對象。

除了螺柄鐵細菌之外,愛立斯(1908)還把四種近乎嘉氏鐵柄桿菌屬(*Gallionella*)的新種加進到鐵細菌的名單中去:*Spirophyllum tenue*、*Nodofolium ferrugineum*、*Spirosoma ferrugineum*和*Spirosoma solenoide*。可是後來(1919)愛立斯報導,上列菌種中之第二種不過是螺柄鐵細菌的非常形態,而第三種——赭色絲細菌螺旋狀彎曲的變種。關於另外“兩種”,愛立斯在這篇新的著作中寫道,他不曾多多的觀察它們,因此實際上不能決定他所研究的是否是真正的菌種,或者只是別的已知細菌的某些發育階段。這

样一来,所有这些变化無常的創造种的著作就被作者本人取消了。

不同的作者各据自己的方式,来解决螺柄鐵細菌的种的独立性問題。比如莫立施 (1910a) 就报导,他在靠尔斯本得含鉄質水中,看到有居於嘉氏鉄柄桿菌 (*Gallionella*) 和螺柄細菌 (*Spirophyllum*) 二屬之間的过渡形态。因此他認為把螺柄細菌屬 (*Spirophyllum*) 中所有呈寬帶狀的类型,看作是嘉氏鉄柄桿菌 (var. *lata*) 的变种是适当的。

相反的,李斯克 (1911, 1912) 沒有能够發現这种过渡形态,因此他傾向於把愛立斯所記載的鉄細菌当作是独立的菌种。李斯克头一次注意到,螺柄細菌 (*Spirophyllum*) 間或有双歧分枝。按照他的意見,这种鉄細菌的繁殖方法是,比較老的線体瓦解成小段落,段落逐漸地成長,轉化为新的線体。

哈德尔 (Harder, 1919) 也認為嘉氏鉄柄桿菌 (*Gallionella*) 和螺柄細菌 (*Spirophyllum*) 是独立的种。

在弄清楚了嘉氏鉄柄桿菌屬 (*Gallionella*) 真正的本性 (霍洛得尼, 1924a) 之前不久,諾曼 (1921) 用这种微生物作了許多研究工作。作者認為必須把这屬細菌加以合理的調整。首先他分它为二系: *Eugallionella* 和 *Mycogallionella*, 再分成三种和十一个“类型”。“所有不能証明有皮鞘存在”的类型都屬於第一系。同时出乎意料地把由巨大的圓柱狀細胞所組成的,很像缺刻衣細菌 (*Chlamydothrix sideropus* Molisch), 但与嘉氏鉄柄桿菌屬 (*Gallionella* Ehrenberg) 毫無共同之点的線狀細菌,用了 *G. sideropous* 这个名字列入嘉氏鉄柄桿菌屬 (*Gallionella*) 中去了。

其次我們又从同一个著作中得知,嘉氏鉄柄桿菌 (*Gallionella*) 線体可以瓦解成很小的段,小段可以变为桿菌,螺旋菌和弧菌。由此可見,諾曼是企圖恢复早已被置諸腦后的左甫夫 (Zopf) 的主張了!

諾曼的这个研究之最突出的特点在於,作者怎样也不能找到

一个可靠标准,以把生活細胞和由氫氧化鐵組成的死的結構加以区分。为了可以了解諾曼在解决这个重要問題时所使用的方法,只須提出,他常常只是局限於用鹽酸处理被研究的“結構”就已足够了。只要並不是整个看到的結構都可以完全溶解,还剩下有不溶解的,显示有“某种程度的形态学上分化”的“核”,那么被研究的結構將無条件地被認為是生物有机体了。同时作者还認為單就“形态学上分化”的那种程度就足以把不溶解的“核”列为是生物有机体了,其描繪着各种嘉氏鐵柄桿菌“*Gallionella* 形态”的圖 32,轉載在这里——圖 15。

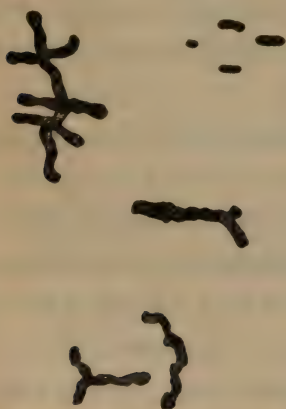


圖 15 各种不同的嘉氏鐵柄桿菌
形态(根据諾曼1921)

这个方法不能令人滿意,大概諾曼本人也是意識到的。他指出,这个試驗远不能在活的菌体和死的膠态殘余物之間划出一条界線来。因此似乎可以想到,作者至少在这样比較困难的情况下,採用了一般的細菌学中的染色法。而且根据諾曼看来,鐵細菌細胞的特点在於“恐色症”(хромофобия),使用一般細菌学方法它們極难染色。

在諾曼著作的 46 頁上,我們發現了一个有趣味的見解。他在这里,在簡短的記載了“新种”——*Gallionella glomerata*——之后,写道:“不容怀疑,完全相似的結構,是可以利用純物理化学方法获得的。”作者显然不能理解,这一种結論首先就是降低了他自己的研究成果的价值;难道还用怀疑嗎,他所記載的新屬、新种和变种之中,有不少不是别的而正是物理化学作用的产物,除了外表上略有相似外,和活的微生物是毫無共同之点的。

根据这个簡短概述,不难看出,我們對於嘉氏鐵柄桿菌(*Galli-*

onella ferruginea) 連同其“較廣泛的变种”的形态和發育史的認識，在一个很長的时期內是不能令人滿意的。不但如此，並且在上述作者們所肯定的，为量不多的事实基础上，把某些完全莫明其妙的特性硬加在这种微生物的身上。比如，按照这里所引的作者們一致的断語，嘉氏鉄柄桿菌(*Gallionella*) 線体是永远也不分割成細胞的。誠然，我們知道，在絲細菌屬(*Leptothrix*)中有某些种，同样也有長而不分节的線体。不过在整个这些線体，或“巨大細胞”的里面經常有看得很清楚的(具有原生質性質的一切特征的)原生質：它們显有顆粒狀結構，用碘可以染成黃色或褐色，用石炭酸复紅——呈鮮紅色等。而在嘉氏鉄柄桿菌(*Gallionella*)的線体中，我們則既看不到細胞結構，也看不到有原生質。这些線体始終是由均勻的玻璃狀物質組成的，几几乎完全不能染色，也不显有任何內部分化現象。而且特別使得觀察者惊奇的是，愛立斯和某些其他作者們認為是原生質的物質，是可以完全溶解於鹽酸中的。此事阿德勒尔(Adler, 1904)和莫立施(1910a)已經指出過了。后来又被霍洛得尼(1924a)所証实。因为同一种物質始終呈現清楚的氧化鉄反应，所以自然地就产生了一种意見，認為所謂嘉氏鉄柄桿菌(*Gallionella*)的“線体”，螺柄細菌屬(*Spirophyllum*)的“菌帶”或其他与之相似的結構，实际上不是別的，只是某些不知名微生物的生命活动的定形产物。这种意見是極為可能的，因为所有上列研究工作者們所研究的，几几乎全部是老的鉄質沉淀，其中鉄細菌的細胞是極其少的。

直到最近，鉄細菌代謝作用的定形产物之中，我們所知道的，只有絲細菌(*Leptothrix*)和鉄細菌(*Crenothrix*)的空圓柱形皮鞘。因此一开始很自然地会假定，記名为嘉氏鉄柄桿菌(*Gallionella*)，螺柄細菌(*Spirophyllum*)等的結構，同样也是某种線狀鉄細菌的皮鞘殘余物。从这种假定出發，本專著的作者 1922 年就規定了自己的任务，要發現形成这些“皮鞘”的微生物。但是以此为目的

的研究工作，导致了完全出乎意料之外的結果，使我們認識了一種新的早先所不知道的鐵細菌的類型（霍洛得尼，1924a）。最後，同一些研究工作又在重要特征上弄清楚了，從愛倫堡時代起，就是某種微生物學上之謎的，那種微生物的形態和發育史。

為了要獲取和固定待研究的微生物，使之呈儘可能不損傷的狀態，作者使用了以前（39 頁）已作簡短地記載過的，把蓋玻片沉入水中的方法。用利刀在平整的軟木塞中，作幾個垂直於其表面的切口，將清潔蓋玻片之一角插入其中。而後將軟木塞放置於水的表面（這些水是來自鐵泉的，盛在容積約為 3 升的容器中）。在另一個實驗中，玻片連同軟木塞一道沉至容器之底，並在水底保持垂直不動：有時，玻片簡單地浮在水的表面，在水的“鏡面”中呈水平位置。

在這些情況下，經過長時間以後，玻片的表面就佈滿有各種的微生物了。因為試驗用水，是取自發現有嘉氏鐵柄桿菌（*Gallionella*）線體的鐵泉的，所以可以推測到，這種細菌是可以在居住於玻片表面的微生物區系中發現的。而特別可以設想的是，對於水槽中出現鐵質沉淀的肉眼觀察，給予了把嘉氏鐵柄桿菌（*Gallionella*）列為是固定不動的類型以根據：它所形成的線體落至水槽之底，沿著水槽之壁滑動。

24—48 小時之後，小心地把玻片自水中取出，在空氣中風干。之後，小心地清除其一面已形成了的薄層，用一般的方法固定和染色其另一面，然後將標本封藏在水或加拿大樹膠中，進行顯微鏡檢查。作者終於在這樣的標本上，僥倖地頭一次看到完全無損的，起初或名為嘉氏鐵柄桿菌（*Gallionella*）“線體”或名為螺柄細菌（*Spirophyllum*）“菌帶”的那種微生物。

看來，這種微生物是和線狀細菌毫無共同之點的。正如在屬的特征中已經指出，長成的嘉氏鐵柄桿菌（*Gallionella*）細胞總是一個個的。略呈弧形，而其彎曲顯然是不平的而是稍稍有點螺旋形

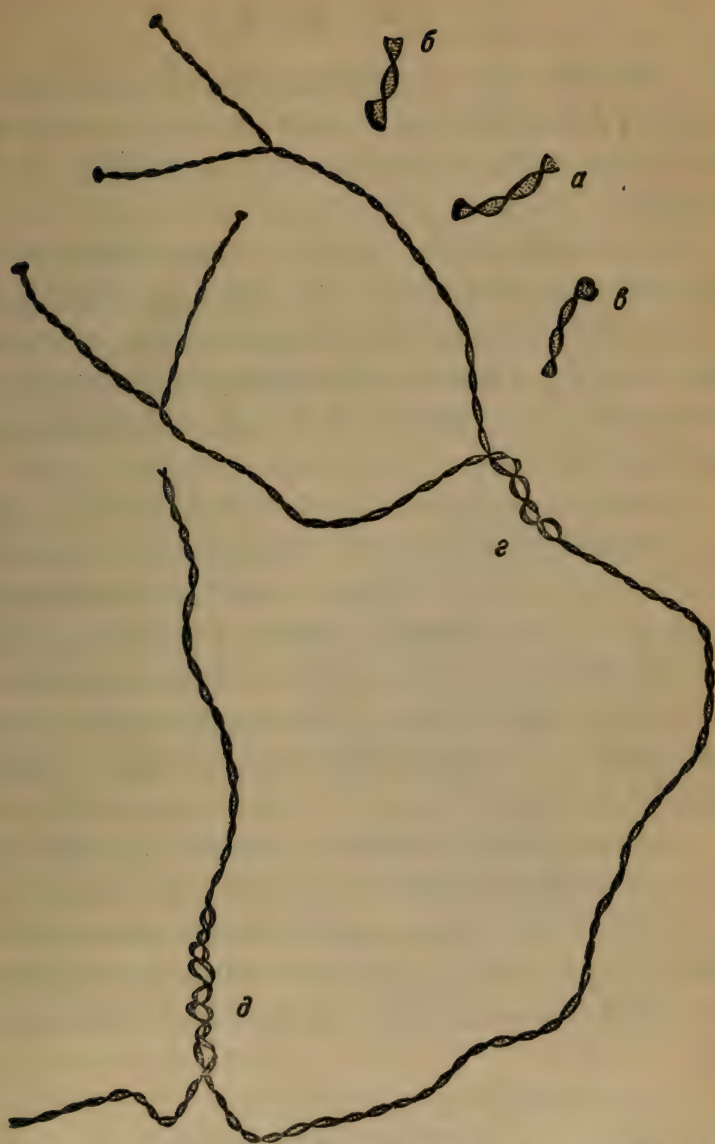


圖 16 右上: a. 帶有一部分小莖的典型的成年細胞; b. 開始分裂; c. 細胞分裂完成。
放大 2,400 倍。

左: 雙歧分枝的嘉氏鐵柄桿菌 (*G. ferruginea*) 小樹的一部 (約 $\frac{1}{4}$)。放大約 1,000 倍。

的,以至从形态上看来,这些細胞是近乎短的螺菌或弧菌的。而完全停止了生長的細胞,長度 $1.2-1.5\mu$,寬 $0.5-0.6\mu$ 。具有典型顆粒狀原生質,很容易用一般細菌學上常用的染料染色,染以碘變黃或褐色。

每个細胞都可以区分为前后端。前端凸起而且始終是游离的,后端下凹供分泌氫氧化鐵之用。氫氧化鐵不停地在細胞后端分泌与累积呈水凝膠态,形成了小莖,逐步增長其長度。小莖橫切面与分泌它們的細菌的形态和大小大致相符合,但从表面观察时,則是,时而較寬,时而較狹的小帶,很長,並且是始終螺旋狀地纏繞於其軸之周圍(圖 16)。

嘉氏鐵柄桿菌(*Gallionella*)的每一个細胞,达到了一定的長度之后,就进行橫裂以开始形成兩個子細胞(圖 16, δ , ϵ)。子細胞开始时要比母体短一倍,但厚度則相等。形态近似球菌或短的球桿菌。这些年輕的、年齡相同的細胞一面繼續不断地分泌膠态氫氧化鐵,一面就構成了小莖,但其所具之形态不是帶狀,而是橫断面近乎圓形的線体。在这些線狀小莖方面,日愈显著的螺旋狀弯曲是很容易看得出来的。線体和細胞生長相平行地,在全部長度上日愈變寬,最后又获得了帶狀的外形。

分裂之后,子細胞所形成的小莖轉向不同的方向去了(圖 17 和 18),於是子細胞之間的距離就馬上开始增大。而小莖的分散,無疑地,是和兩個子細胞在空間中不同的定向分不开的,而子細胞的定向的不同則又是受着母細胞分裂时原有的彎曲度所制約的。一般講起来,年輕細胞的小莖之間的角度是不超过 $60-70^\circ$ 的。

在每次細胞分裂的时候,就由兩個分向兩個方向的小莖形成了一个新的小叉,几次連續分裂的結果,就产生了一再双歧分枝的小树。圖 16 所繪的乃是这种复杂的結構的一小部分。小树的每个末端小枝上都有一个細胞。單个小枝的長度——从一个小叉到

后边一个小叉——达到 200μ 或以上¹⁾。

每个 *G. ferruginea* 的“菌树”都用自己的基部，牢牢地固着在某种固体实物的表面。在我所研究的制片上，每个盖玻片边缘缺口，都成了固着的地方，这些树状结构当其处于水中的时候，很多情况下，大约是不附着在玻璃上的，而是离开玻璃，完全沉没在周围液体环境里的。这些自由地垂在水中的嘉氏铁柄桿菌 (*Gallionella ferruginea*) 小茎之可以不断地进行缓慢旋转运动，是不难确定的。由于小茎旋转运动的结果，每个小叉基部比较年老的枝条，就会逐渐地互相缠绕以形成“小瓣”，这些“小瓣”曾多次的吸引了研究工作者的注意。在比较老的，早已形成了的小叉方面，“小瓣”中所含的单个弯曲数都自然地，比年轻的小叉为多。比如圖 16 在 γ 点只有四个弯曲，而在 θ 点——八个。不用说，位于其顶端的细胞，乃是引起枝条旋转运动的力源。

如果很多嘉氏铁柄桿菌的树状“集落”并列地长大，那么一个时期之后，它们所有的小枝就交织成错综的一团，而不可能研究清楚各个树和其分叉的小枝之行进的过程。一般只有少数单个

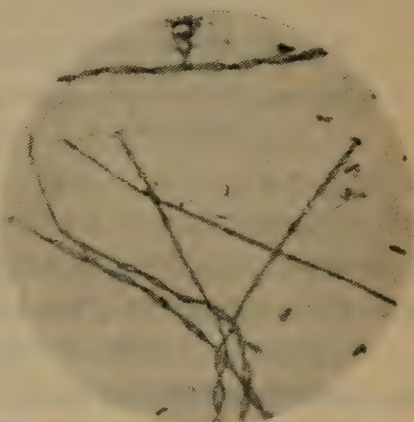


圖 17 嘉氏铁柄桿菌 (*Gallionella ferruginea*) 菌树的一部，小枝顶端带有两个细胞。旁边有同种细菌的几条小茎，和不知名的菌种的一条未分割的细菌细胞体。放大约 2,000 倍。

1) 圖 16 还提供了—些关于嘉氏铁柄桿菌 (*G. ferruginea*) 铁质小茎，增长速度的概念。这里所给的是在 48 小时所形成的小树的第四部分。可见，它之被细胞所建成为大约是在 12 小时内。如果假定小树从 γ 点到细胞这一段，是在这段时期中的一半时间内形成的，那就不难算出，每个细胞每小时分泌小茎的长度，几乎要超过细胞的厚度 (0.6μ) 30 倍。

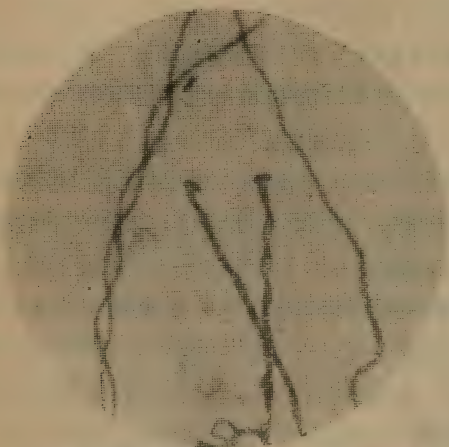


圖18 嘉氏鐵柄桿菌(*G. ferruginea*)的
兩個小枝,頂端帶有細胞。

右与左——同种細菌比較老的小莖的一段。放
大約4,000倍。

的,其上帶有細胞的末端小枝,从这些線团向外突出。

嘉氏鐵柄桿菌的細胞,显然,不是很堅实地和小莖联在一起的。而是很容易和它們分离的,因此每張制片上,都可以找到不少的單个小枝,甚至找到整个的“小树”,其上並沒有一个細胞。

但是这种微生物的細胞,显然是不能活潑

运动的。不能發現它們具有纖毛。

嘉氏鐵柄桿菌的小莖脆弱而易碎。其脆弱性显然由於其中發生化学变化而逐漸增加。因此在各种外界环境因素影响下,它們容易瓦解成細微的碎片,就不必奇怪了。

以前記載成是这种鉄細菌“線体”的結構,实际上不是別的,正是这些碎片。这些結構的形态学上的極其多样性,是不难解釋的,它,正如我們所看到的,甚至是可充作分成各种“独立的”屬、种和类型(*Spirophyllum*, *Nodofolium*等)的基础的。毫無疑問,嘉氏鐵柄桿菌“廣泛的变种”,應該視為是这种細菌長成了的細胞所分泌的比較寬的菌帶的碎片,而比較細的線狀結構,乃是年輕的球形細胞在分裂之后迅速筑成的小莖部分。愛立斯所記載的邊緣粗大的菌帶,显然就是屬於准备分裂的,並且已具有凹心餅(圖166)形的細胞的。双股的線体——小瓣是怎样發生的,上面已經說明了。李斯克所發現的双歧分枝線体的發生,現在就不需說明了。

嘉氏鐵柄桿菌細胞所分泌的小莖，一開始就是專門由膠態的氫氧化鐵組成的。它們逐漸發生着某些變化。

第一，它們稍稍脹大，只須把這些小莖的年老小枝和剛形成不久的年輕小枝，即使是在同一“小樹”之上的，加以比較，就不難看出；帶狀分泌物的寬度是隨着年齡的增長而增加的，並且它們還顯著地增加着長度。

第二，小莖的含鐵質水凝狀的膠體-化學狀態，逐漸地起着變化；這種物質，當其被細胞分泌出來之後，乃是完全無色的，之後它們開始具有黃色。

這裡應該提到，在赭色絲細菌方面，也可以發現同樣的現象：這種線狀鐵細菌的，已經被細胞所拋棄了的皮鞘，同樣也可以稍稍脹大，黃色變得更深，折光性也加強起來。但是無論在赭色絲細菌方面或是在含鐵嘉氏鐵柄桿菌方面，所有這些變化，顯然已經不是決定於鐵細菌的生命活動，而是決定於物理化學因素了。

必須指出，鐵細菌年輕小莖（和皮鞘）中之缺乏黃色，根本不是意味着，如某些作者所想像的，它們不含氧化鐵。僅用 $K_4Fe(CN)_6 + HCl$ 溶液來處理含鐵嘉氏鐵柄桿菌切片，那麼小莖的剛剛為細胞所分泌的，最年輕的小枝即染成淺藍色，其強度和小樹比較年老部分一樣（而小樹比較年老部分之不同於年輕者，在於本身的天然黃色）。用鹽酸處理的時候，一切小莖，不分年齡，同樣完全溶解。

除了按年齡變動之外，含鐵嘉氏鐵柄桿菌的小莖，顯然還會因為它們的比重（為吸附和結晶現象所決定的）的增加，而逐漸地變得更沉重。有時氫氧化鐵的膠態微粒可以從周圍溶液中機械地沉到它們的表面。終於含鐵嘉氏鐵柄桿菌小莖的外形，特別是它們的在底層沉淀中的碎片，變化得這樣大，以致它們只能保有個別的地方和這種結構的原有形態相似。

含鐵嘉氏鐵柄桿菌小莖的螺旋狀纏繞特性，無疑的是直接從屬於（分泌小莖的）細菌細胞的特殊形態的。如果細胞只在一個平

面中弯曲,或者全不弯曲,那么它們所分泌出来的小莖就是扁平小帶。而身体螺旋狀弯曲得像短螺菌一样的,以自己凹下一面分泌氫氧化鐵的細胞,則只可以形成帶狀小莖,同样地螺旋狀纏繞於本身軸的周圍。同时小莖纏繞的程度,則決定於細胞弯曲的半徑。

含鐵嘉氏鐵柄桿菌的細胞,外表上的不对称只是它們內部結構特殊的結果。因此剛剛發生的年輕的,看来像是球菌或很短桿菌的細胞,分泌線狀的常作螺旋狀纏繞的小莖,就不必奇怪了。不过这些年輕細胞,本身無疑地也稍稍有点螺旋狀弯曲。在顯微鏡下之所以不可能發現,只是因为它們的体积实在太小了。

含鐵嘉氏鐵柄桿菌和赭色絲細菌一样是自然界中最常見的、分佈最广的鐵細菌之一。它們屬於好冷性微生物,因此在含鐵質的小溪流中,在其他暴露着的水温不定的貯水池中,主要是在春天雪剛融化之后不久最多。在水温固定的深的水井中以及給水管中,这种鐵細菌也是全年中經常可以找到的。

正如已經指出,含鐵嘉氏鐵柄桿菌經常是以其小莖基部牢固地固着在水底任何物体之上的。但是它有时也可以形成由許多小莖組成的(同种鐵細菌的小莖之間,以及和各种其他微生物的線体緊密交錯的)自由漂浮的集团。

最后讓我們再一次的回顧一下含鐵嘉氏鐵柄桿菌的主要形态特征。

这些鐵細菌的成年細胞具有很短螺菌或弧菌的形态,在顯微鏡下看来,呈腰形或豆形。它們的長度不超过 1.5μ , 寬度平均 $0.5-0.6\mu$, 可以別为凸起的前端与下凹的后端。但只下凹的一端可以分泌氫氧化鐵,並且就在这里形成小莖,呈長的螺旋狀纏繞的帶狀。剛剛以橫裂法產生的細胞,形态上近似球菌或短的球桿菌,与此相适应的是,分泌的不是帶狀的而是線狀的小莖。因为每次分裂时形成兩個小枝,离开母細胞小莖的頂端,所以在若干次一个接一个的分裂之后,即形成了很多双歧分枝的小树了。这种小树的

每个末端小枝,都在自己的頂上帶有一个細胞,如果是剛剛进行分裂的話,則帶有一对細胞。細胞很容易和小莖分开,並且整个树狀結構都很脆弱而易碎。其單个的碎片,早先被記成是名为嘉氏鉄柄桿菌、螺柄細菌、*Nodofolium* 等鉄細菌的独立的形态。嘉氏鉄柄桿菌小树的單个小枝,長度可达 200μ 。不具孢子和鞭毛。

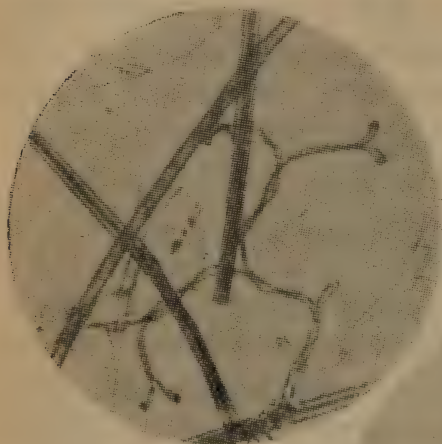
2. 小嘉氏鉄柄桿菌(*Gallionella minor* Chol.)

这种細菌細胞的大小和形态都和含鉄嘉氏鉄柄桿菌的細胞完全相似。同样作弧形弯曲,以橫裂法增殖;只以本体的凹下的一端分泌氫氧化鉄,形成双歧分枝的小树,小枝的末梢帶有細胞。但是这些微生物生化活动的产物——它們所形成的小树——則显著地有別於含鉄嘉氏鉄柄桿菌的相应結構。它的小枝比較短得很多:它們的長度不超过 $20-30\mu$ 。与此相适应的是整个小树的大小也比较的小得多了。同时它的小枝稍稍比較粗些,但纏繞得不如头一种細菌之有力。

小嘉氏鉄柄桿菌小莖的成長,比起含鉄嘉氏鉄柄桿菌来要慢,因为細胞在分裂之后並不立即分散,而是比較長时期的並列成对,很像典型的双球菌。同时細胞分泌出来的小莖,橫切面天然地具有显明的凹心餅形态,也就是說沿到它的中心線来看兩側有相当深的縱溝。子細胞分开之后,它們的小莖即分散开,呈較含鉄嘉氏鉄柄桿菌为大的鈍角。

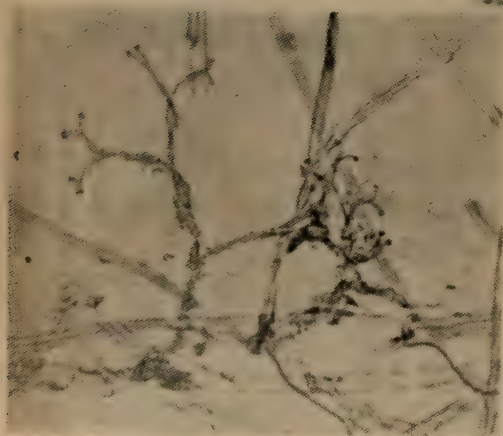
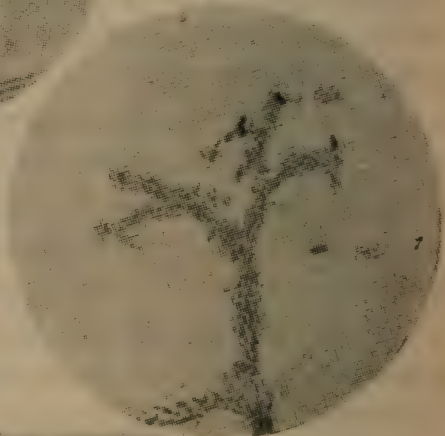
小嘉氏鉄柄桿菌的細胞在自己小莖上固着,显然要比嘉氏鉄柄桿菌更为坚实:也就是說沒有細胞的小枝要比含鉄嘉氏鉄柄桿菌少得多。小莖往往染成鮮黄色。

小嘉氏鉄柄桿菌有时还有一种有趣的特性:其所形成的小树之小枝逐漸地被一層壳所复盖,这層壳是由很多畸形的疣狀突起所形成的,並且完全偽裝了小莖的原有的外部形态(圖19—21)。同时整个小嘉氏鉄柄桿菌小树是如此强烈的变化着,以致初看到它



← 圖19 小嘉氏鉄柄桿菌
(*G. minor*) 菌樹之一部, 居
於赭色絲細菌皮鞘之間。放
大約2,000倍。

圖20 小嘉氏鉄柄桿菌菌樹
之一部, 小莖為疣瘤狀贅生
物所密密地复盖。放大約
2,000倍。



← 圖21 小嘉氏鉄柄桿菌
菌樹。小枝之比較老的
部分為疣瘤狀贅生物所
复盖, 年幼者尚沒有。放
大約2,000倍。

的时候难以相信就是同一种 *G. minor*。但是,过渡形态也是常常有的,所謂过渡形态,就是小树之較老的小枝已經为上述突起所复盖了,而比較年輕的(上部的)則仍然保有作为典型小嘉氏鐵柄桿菌特征的外部形态。由此可見,關於有壳类型的种的独立性的假定是不能成立的。

小嘉氏鐵柄桿菌是真正独立的种,不是由於某些外界因素的影响而产生的含鐵嘉氏鐵柄桿菌的簡單不正常的变形,这是不能怀疑的。这两种类型的細菌,常常在同一貯水池中,在完全相同的外界条件下,同时地出現着。不过这个問題之徹底解决尚有賴於純种培养的研究。

根据小嘉氏鐵柄桿菌小树外部形态来判断,很自然的可以設想,它和含鐵嘉氏鐵柄桿菌一样,往往用自己的莖部固着不动。不过直到現在为止,能以观察到的,只有它的自由漂浮的“集落”。

这样一来,我們就可以看出,小嘉氏鐵柄桿菌,最主要的形态特征上是完全和含鐵嘉氏鐵柄桿菌相似的。所不同於含鐵嘉氏鐵柄桿菌者,主要的在於它的細胞的氧化性活动很慢,以及相应地細胞分泌氢氧化鐵进行得也要慢的多。於是細胞所形成的小树呈現着另一种外部形态。小嘉氏鐵柄桿菌的典型特征,是在小莖上有由疣狀凸起組成的一層壳狀結構,而在含鐵嘉氏鐵柄桿菌方面則从来也沒有看到过这种結構。

3. 大嘉氏鐵柄桿菌(*Gallionella major* Chol.)

这种屬嘉氏鐵柄桿菌(*Gallionella*)中的第三种細菌,是在1928年,在距克拉斯諾达尔州高利亞奇的克留赤避暑地的高加索山麓不远的、森林峡谷中的泉水里發現的,这种水里每升中含有22—26毫克的鐵。把盖玻片沉到来自这个地方的泉水中30小时,很多固着在玻片邊緣缺口处的嘉氏鐵柄桿菌树狀“集落”便形成了。研究这些玻片制成的标本結果,可以把被記載的菌种加以确定。

大嘉氏鐵柄桿菌(*G. major*)双歧分枝的小樹,根据外形和細胞所分泌的小莖結構看来,和含鐵嘉氏鐵柄桿菌相应的結構沒有区别。它們也同樣是由螺旋狀纏繞的小帶組成的,只是這些小帶在寬度上,显著地超过含鐵嘉氏鐵柄桿菌的小莖。大嘉氏鐵柄桿菌小樹的單個小枝,長度变动範圍很大,有时可达 $500-1,000\mu$ 。

每個小莖的頂端具有一個細胞。小莖的側面以及內部和上述兩種一樣,不可能發現有任何細胞。大嘉氏鐵柄桿菌細胞易於用一般染料染色,而小莖虽經染色,但几乎仍然是沒有顏色的。在細胞形态方面,在細胞在小莖上固着的位置方面以及在分裂方式方面,大嘉氏鐵柄桿菌和含鐵嘉氏鐵柄桿菌同樣也沒有任何显著区别(圖 22)。這兩種細菌細胞之主要区别,只在於大小。大嘉氏鐵柄

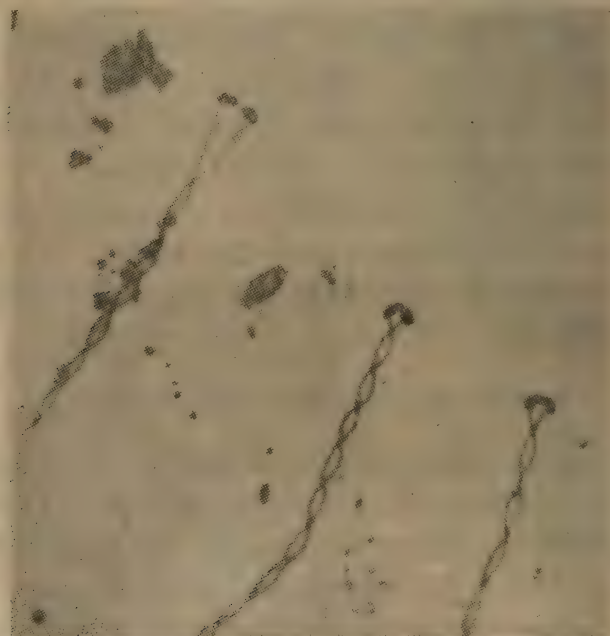


圖 22 大嘉氏鐵柄桿菌 (*Gallionella major*), 細胞分裂的各種階段。
放大約 1,800 倍。

桿菌長成了的,仅在分裂前的細胞,長度达到 $3-3.5\mu$ 。厚度比較是不变的,不超过 1μ 。由此可見,大嘉氏鉄柄桿菌細胞的体积,大約要比同一發育阶段的含鉄嘉氏鉄柄桿菌細胞体积大八倍。不难理解,大嘉氏鉄柄桿菌的細胞,由於体积比較大,應該分泌出較寬的帶狀小莖,而事实上所看到的也是如此。

大嘉氏鉄柄桿菌的另一典型特征在於:在其樹狀“集落”之內,正常細胞之間(正常細胞的大小已如前述),間或尚可出現有不正常的,巨大細胞。这些巨大細胞保有一般的形态而不变粗大,只是長度大大的超过正常細胞,有时超过兩倍以上,往往达 7.5μ (圖23)。同样,由这些細胞分泌出来的帶狀小莖,也比一般的小莖寬得多。

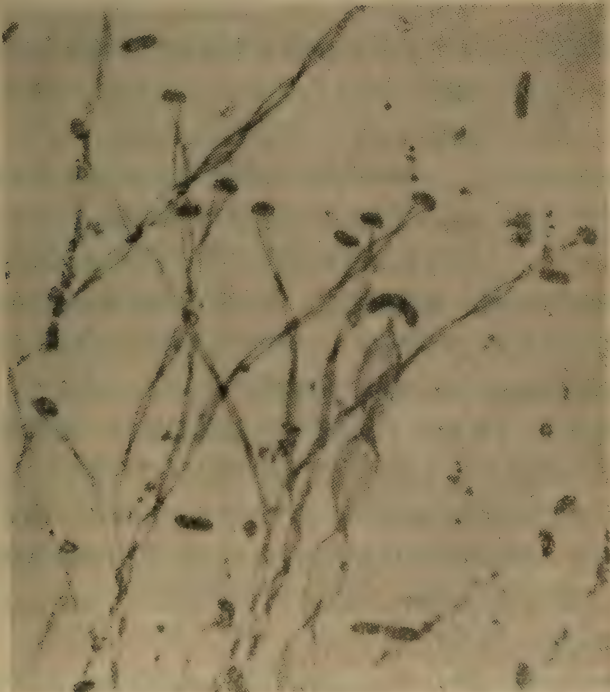


圖23 大嘉氏鉄柄桿菌的小莖,小莖頂端帶有細胞。它們中間是同種細菌的一個巨大細胞。放大約1,800倍。

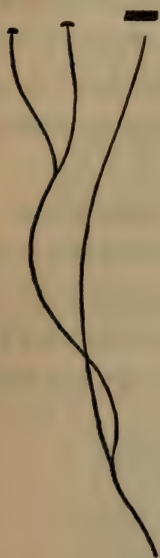


圖24 分枝不正常的大嘉氏鐵柄桿菌菌樹的上部，帶有一個巨大細胞（模式圖）。

初次看到这样一个帶有異常寬的小莖的巨大細胞，不由的就会想到，在我們面前的又是嘉氏鐵柄桿菌屬(*Gallionella*)中的一个新种了。可是只要比較仔細的把标本加以研究，就不难發現这种假定是不正确的。原来，菌樹有許多的小枝，巨大細胞只出現於一个小枝之上，而其余各枝所具之細胞，正是大嘉氏鐵柄桿菌正常細胞的一般大小。圖24的模式圖表示出了这样小樹的一部，其上有一个巨大細胞。在左边，我們看到有正常的雙歧分枝，頂端兩個小枝帶有大嘉氏鐵柄桿菌的正常細胞，而在右边的小枝，應該有雙歧分枝的地方却没有。这个小枝的頂端部分變粗大了，最末是巨大細胞，長度比位於左边小枝上的姊妹細胞要大兩倍。

由此可見，巨大細胞無疑的是屬於同种大嘉氏鐵柄桿菌的。它們之所以發生，显然是因为某些不知道的因素阻碍了某些細胞的分裂，但這些細胞仍以正常速度繼續生長，卒至它們的長度伸展得特別長。同时它們的厚度並不增加，因为所有我們已經知道了的，細胞向着一个方向伸長的微生物(桿菌、螺旋菌)，只增加長度。

根据圖23一望而知，这里的巨大細胞的小莖，結構稍稍有些特殊。这种圍繞着自己的軸作螺旋狀纏繞的寬帶狀結構，其單個纏曲的外形近似橢圓，以比較暗黑的，形态上很像箭尖的三角形部分相互分开。而每个这样“尖头”則以自己的尖端部分深深地进入上面一个(頂部的)纏曲中，以自己的叉形的基部，緊貼在最近的下面的一个纏曲邊緣上。

这种結構是一切巨大細胞的小莖所特有的，解釋起來很簡單。当巨大細胞所形成的寬螺旋狀纏繞的小莖，在标本干燥时，粘貼在

玻璃上的时候,所有的弯曲点紧密地贴在玻璃表面的同时,褶縐便在每两个相邻的捲曲之間形成。由於这个原故,小帶的厚度在这种地方就增加了,看来似乎比較暗一些。而正常的小莖,由於它們的弯曲点的寬度比較小,故只發生拉紧或收縮。由此可見,过去的研究工作者所賦予这样重大意义的“小莖形态”,是可以随到这些結構的寬厚而起重大的改变的。

研究大嘉氏鐵柄桿菌,由於它比較大,就有助於弄清楚作为本屬其他菌种特征的小莖,和細胞的某些細微結構。比如,在大嘉氏鐵柄桿菌細胞中就可以清楚的看出有空泡的存在,而空泡之中,和吉克尔洪(Gicklhorn, 1920)在别的鐵細菌之中所观察到的一致,显然是含有氫氧化鐵的。

随着分泌它們的細胞的年齡的不同,小莖又表現有不同的特性,在这方面大嘉氏鐵柄桿菌比含鐵嘉氏鐵柄桿菌表現得更显著。首先一望而知,每个單个小枝的頂端的和基部的捲曲之間的区别十分显著:前者永远比后者寬而短(圖 25)。寬度上的差異不难說成是:因为較老的准备分裂的細胞,和比較年輕的剛發生的細胞,大小不等。

为什么年輕的細胞分泌的小莖帶有較長卷曲呢?这个問題就比較复杂些了。为了解答这个問題,必須比較詳細地研究另一个問題:为什么嘉氏鐵柄桿菌的帶狀小莖总是作螺旋狀纏繞的?这个問題我們在 63—64 頁上已經簡短的講到过了。在那里所提供的解釋一再重复了,我在闡明含鐵嘉氏鐵柄桿菌的發育史和形态学的最初一些著作中(霍洛得尼, 1924a, 1926a),在这个問題上所作的說明。我們認為这个解釋是簡單而真实的,是唯一正确的。但是著名的荷蘭微生物学家克鲁义福尔和凡尼尔(Kluyver und van Neil, 1926)則表示反对它。關於这点他們在自己的著作中这样写道:“……應該指出,典型的,突出的表現在霍洛得尼所有圖中的,螺柄細菌扁平小帶的螺旋狀纏繞性能,是不可以用分泌線体

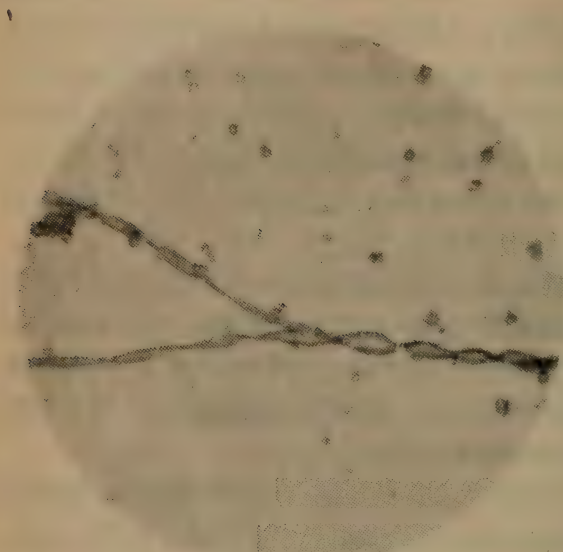


圖 25 大嘉氏鐵柄桿菌小莖的頂端(右)和基部(左)渦紋。

的細胞的弧狀形態來解釋的。這種形態最多也許只是彎成類半圓柱形的小帶形成的原因。扁平小帶的螺旋狀彎曲，只能說成是由於分泌小帶的細胞旋轉動作而發生的。”

不难看出，這種指責是出於誤會的。首先，在

上面所引用的著作中已經清楚地指出，在一個平面上作弧狀彎曲的細胞，應該分泌的，不是螺旋狀纏繞的小帶，而是平的小帶。第二，扁平弧狀的細胞，也許可以形成半圓柱形彎曲的小莖，如果它們是用自己表面的一側分泌氫氧化鐵，而不是，如實際上所進行的那樣，用內凹面分泌的話。

為了把我所說的，關於含鐵嘉氏鐵柄桿菌細胞形態和其所分泌的帶狀小莖之間的因果關係的概念弄得更一目了然起見，讓我來把用這些細胞的蜡制標本所作的幾個簡單的試驗，扼要地描述一下。

取細蜡燭的短的（長約2—3厘米）小段，加熱揉之使具扁平的，稍稍成彎曲的弧形。沿着“細胞”凹面的中線，插入蜡中12—15根長的昆蟲針，排列成一行，垂直於“細胞”的表面。所有這些針一起形成了好像上面所說過的扁平小帶的一部分。從凹面觀察

的时候,这个模型具有圖 26, *a* 所繪的模式外形。

現在再一次地加热採制我們的蜡細胞,並且小心地向相反方向轉动其兩端,使之圍着軸卷动,但不要把針取出。这样我們就可以看到,由小針組成的扁平原始“小帶”,同时也具有成螺旋狀弯曲的形态,如圖 26, *b* 所描繪的。

現在讓我們轉到真正的嘉氏鐵柄桿菌細胞上来。假定,細胞凹面的膜上排列有很多小孔(氫氧化鐵即通过这些小孔从其原生質中被分泌出来),在这里形成狹帶,弯曲得好像积分符号 \int 一样,如圖 26, *c* 所示。我們同时也假定所有这些小孔是和其表面相垂直地通过細胞膜的。这两个假定足以說明这种微生物細胞所分泌的帶狀小莖的螺旋狀弯曲的發生。

其次不难理解,当螺旋狀纏繞於軸之周圍的小莖形成的时候,位於頂端的細胞应不停的圍繞着同一軸旋轉。这种运动的机制是和色尔列洛夫氏輪的旋轉动作相似的:圖 26, *b* 清楚的指出,嘉氏鐵柄桿菌的从其小孔排出膠狀氫氧化鐵的細胞,應該是承受到加在其兩端的兩個方向相反的力的影响的。由此可見,这种細胞的旋轉动作是由於其結構的特殊了。因而克魯义福尔和凡尼尔的,關於嘉氏鐵柄桿菌細胞的“旋轉动作”作用於被它們所分泌的小莖的假說,部分是真实的,而事实上,这是双方面的:細胞旋轉小莖,而小莖又旋轉細胞。

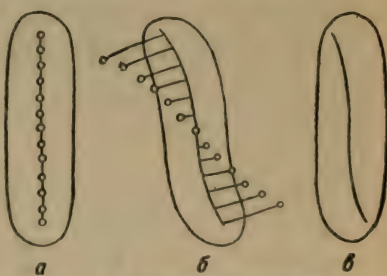


圖 26 嘉氏鐵柄桿菌的細胞模型

用各种方式改变上面所講的用蜡标本所作的試驗,不难使人相信,嘉氏鐵柄桿菌的細胞不只在它們是呈短螺旋形态的时候才應該分泌螺旋狀纏繞的小莖:它們同時也可以是平弧形的,不过在这种情况下必須使其上集中有分泌孔的窄的縱帶微微地沿到螺旋

形曲線弯曲其軸的樣子分佈在細胞的表面，如圖 26,6 所示。

这种方案实际上究竟是否符合实际，我們暂时还不知道。

只要根据这里所說的，關於嘉氏鐵柄桿菌小莖形成螺旋弯曲的机制的概念出發，就不难回答這個問題，为什么它們的基部捲曲要比頂端捲曲的長度要長。正如上面已經提到过的，每个小枝基部的捲曲是由最年輕的，比正常成年細胞短一倍的細胞所分泌的。假定，圖 26,6 所繪細胞恰好从中央橫裂。那么很显然，紧在分裂之后，每个子細胞所給予它所分泌的小莖的是較产生出这些子細胞的母細胞弱一倍的“旋轉动作”。再如注意到，年輕的細胞分泌氫氧化鐵的速度显然比老的快，那么基部和頂端捲曲長度上的差異，就有了十分令人滿意的解釋了。自然，分裂之后，最初形成的捲曲應該特別長。而事实上它們在制片上看起来很長，並且十分扁平。（圖 27）

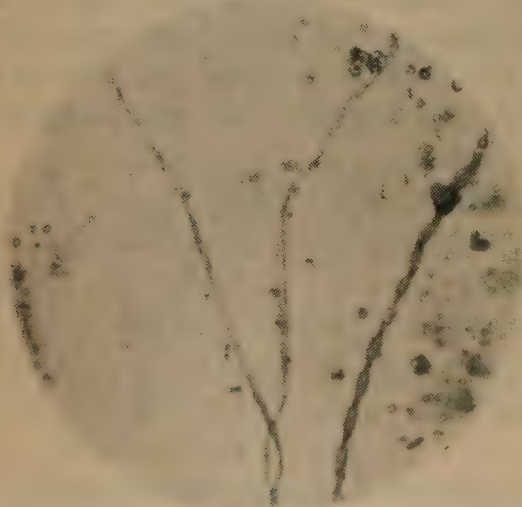


圖 27 （見正文中說明）

由此可見，根据大嘉氏鐵柄桿菌这个例子，我們可以看出，小莖的結構，單个捲曲的形态和大小，可以在一定程度之內，反映出分泌它們的細胞的發育史來。而研究这些鐵細菌小莖的形态，則可以在細胞用其所分泌的氫氧化鐵構成其小莖的机制方面，

作出某些可能的結論來。

現在讓我們來簡短的總結一下，我們關於大嘉氏鐵柄桿菌特

征的报导。

从細胞和其所形成的树狀“集落”的外形上看来,这种細菌是十分和含鐵嘉氏鐵柄桿菌相似的,所不同的地方,主要的是細胞比較大。后者在長成时,長度約 3μ , 寬約 1μ 。由此可見,它們的体积要超过同一發育时期的含鐵嘉氏鐵柄桿菌的細胞体积將近八倍。与此相适应的是大嘉氏鐵柄桿菌的小莖長度大。它的双歧分枝之树的單个小枝長達 $500—1,000\mu$ 。又在大小正常的大嘉氏鐵柄桿菌細胞之間,間或出現有“巨大細胞”,長達 $7—7.5\mu$, 但形态和厚度則和正常細胞没有什么区别。在制片上,巨大細胞所分泌的小莖,显有某些結構上的特性,很容易用其寬度大的事实来解釋。細胞內有空胞,空胞显然含有氫氧化鐵。

* * * *

这里所記載的嘉氏鐵柄桿菌屬的代表,不只显著的和所有其他鐵細菌不同,並且有別於極大多數我們所已知道了的別的微生物。細胞的显著的生理学上的兩極性是它們的典型特征。不容怀疑,嘉氏鐵柄桿菌細胞前面凸起的一面,是用来吸收溶解在水里的氧化亞鐵的(重碳酸鹽状态),而对面的凹下的一面,則是分泌原生質氧化作用产物的器官——分泌膠态氫氧化鐵成功由这种物質組成的小莖。由於这个原故,嘉氏鐵柄桿菌細胞具有構成双歧分枝的菌树的出色的能力。

某些鞭毛藻类植物,如鞘絲藻(*Cladomonas fruticulosa* St.)或花囊鞭藻(*Anthophysa vegetans* St.)的类似的結構,也是大家所知道的。它們的細胞也同样位於特殊的小莖之頂端,而小莖則逐漸加長,並且有时甚至在細胞分裂之后呈双歧分枝。值得注意的是,在所指名的鞭毛藻类植物的这些小莖的物質中始終是含有大量的氫氧化鐵的,並因此染成黃色或褐色。在下一章中我們將要看出,在这种情况下氫氧化鐵之产生,正和在已經記載过的鐵細菌方面是一样的,是細胞从原生質往外分泌的生命活动的产物。

如此深远的相似性是不可以認為是偶然巧合的。可能会想到，嘉氏鐵柄桿菌和上述的鞭毛藻類植物是來源於某個共同的祖先的。嘉氏鐵柄桿菌的位在小莖上的細胞之缺乏鞭毛，是和這個想法相抵觸的，不過從小莖分出的，某個時間在水中自由活動的細胞具有鞭毛，也不見得就完全不可能。

某些羣體鞭毛植物的固着類型，和嘉氏鐵柄桿菌屬中的鐵細菌之間的相似性，是由相同的外界原因的影響所引起的歸合的結果，這種想法至少是好像真實的。在富有可溶性氧化亞鐵鹽類的水中，兩種類型往往是同時並列地出現的。把已記載了的各種嘉氏鐵柄桿菌算作是羣體微生物，它的基础就是這些無可懷疑的、重要的相似性。

(二) 鞘鐵細菌屬 (*Siderocapsa* Molisch)

球菌或球桿菌，單個或是呈相當大的集團。包有無色莢膜。氫氧化鐵沉淀在莢膜的周圍，在各種水生植物的表面或簡單地在水面中形成形狀不規則的薄膜。

1. 忒氏鞘鐵細菌 (*Siderocapsa Treubii* Mol.)

莫立施(1909)注意到，許多水生植物表面，往往有相當肥厚的一層銹色菌苔，這層菌苔在一些情況下，只形成少數的形態不規則的小突起。而在另一些情況下——則幾乎完全佈滿了植物。在後一些情況下，植物的天然色澤就變得幾乎看不見了。顯微鏡下研究這層鐵質菌苔的時候，可以在其中有些地方看到有許多橫徑 $1.8—3.6\mu$ 的，圓或橢圓形透明部分。根據莫立施的意見，它們不是別的，而是小球菌(直徑 $0.4—0.66\mu$)的莢膜，“莢膜”的中心有單個的或成小組(每組不多於八個細胞)的小球菌。

正如莫立施所指出的，這些微生物的細胞具有奇妙的特性：它們在生活狀態中是看不到的，也不能用細菌試驗室中常用的任何染料染色。但是莫立施只用了施弗氏(III $\alpha\phi\phi$)試劑(也就是為二

氧化硫所褪色的复紅水溶液)对醛的反应,就能成功的把它們显露出来了。大家都知道,在有微量醛存在的时候,溶液即染成紅紫色,用施弗氏試剂处理一种表面披有一層鉄質菌苔的、槐叶蘋的年輕表皮之后,莫立施就在“莢膜”之内,發現了大小如前述(圖 28)的細菌細胞。

用这种特殊方法显露出来的微生物,莫立施称之曰:忒氏鞘鉄細菌(*Siderocapsa Treubii*),归之入鉄細菌。根据莫立施(1909, 1910a)的意見,因为这种細菌的分佈既广,又能从溶液中把鉄沉淀出来。所以在鉄的轉化中起着極其重大的作用。但是,莫立施这些結論的正确性,以及他所描写的微生物实际上是否存在,都是值得怀疑的。

首先要注意到忒氏鞘鉄細菌細胞的显著的“难染色性”(хромофобия)。直到莫立施著作出現之前,我們所知道的極大多數的微生物之中,沒有一种細菌,是不可以用常用的細菌学染料加以染色的。不錯,某些細菌(如硝化桿菌 *Nitrobacter*)以及微生物的孢子,只在加热的条件下,才吸收染料,但是只要被研究的細胞中有原生質存在,就終会成功地用一般方法把它們加以染色的,在顯微鏡下清晰可見。於是就自然地得出了一种推測,莫立施所研究的不是含有原生質的細胞,而是某些其他的結構。可惜,根据莫立施的記載和圖画,是很难判断它們的真正本質的。在所引用的第一个著作中(1909),他把他所發現的“細胞”繪成圓点狀在莢膜之内(放大約 500 倍)。而在第二个工作(1910a)中,这些小点就不存在於相应的圖画中了。



圖28 忒氏鞘鉄細菌(*Siderocapsa Treubii*) (根据莫立施)。放大約 1,000 倍。

其次，很難設想，莫立施所發現的微生物的原生質是專門由某些和醛類似的化合物組成的，而完全不含蛋白質。作者所描寫的小顆粒，是不是就是原生質因為自身溶解，或某些別的原因而消失了的微生物的簡單殘余物呢？

即使是把所有的懷疑都放棄了，而同意莫立施所發現的結構，實際上就是某種微生物的帶有莢膜的細胞，那麼將要發生一個新問題：把它們列入鐵細菌是不是有足夠的根據呢？根據很多的理由，我們應該否定的回答這個問題。

正如已經指出的，按照莫立施自己的定義，應該算作是鐵細菌的只是有能力“把氧化鐵沉淀在自己的膠質膜內”的微生物（1910a，第1頁）。在鞘鐵細菌方面，鐵不是累積在莢膜之內的（莢膜始終是無色的），而是累積在其周圍的，不只於此，在莫立施的描繪這種微生物的圖画上，往往可以看到有鐵質沉淀的孤立突起，其中並沒有莢膜，可見其形成是不依賴於這種微生物的。如果我們採用本書一開始所提出的那種鐵細菌的定義，那麼在莫立施闡述忒氏鞘鐵細菌的著作中，我們並找不到任何根據，以把這種微生物列入鐵細菌生理學組別之中。

在討論這個問題的時候，還必須注意到莫立施比較晚的材料（1910b），從這些材料可以得出結論，很多綠色水生植物（如蘊藻 *Elodea*）具有在日光下，把亞鐵的重碳酸鹽氧化或氫氧化物，沉淀在葉和莖的表面，形成銹色突起的能力。根據莫立施的意見，這種現象乃是因為植物在日光下分泌鹼質；鹼質在植物同化二氧化碳時所形成的氧氣的協助下，首先引起鐵的重碳酸鹽轉化為氫氧化亞物，隨后再轉化成氫氧化物。這種解釋（參閱第三章）的正確性也許是可以懷疑的，但是事實本身，各種綠色水生植物可以在其表面沉淀氫氧化鐵則是沒有疑問的。

如果注意到，莫立施所記載的，帶有忒氏鞘鐵細菌細胞的鐵質菌苔，主要地是出現在綠色水生植物的表面的，那麼很自然地就會

推測到,在这种情况下氫氧化鉄的沉淀乃是植物帶叶綠素細胞生命活動的結果,並沒有任何微生物參加。兩個事實可以証實這種推測:第一,有上面提到過的,不含有鞘鉄細菌莢膜的氫氧化鉄突起的存在。第二,水生植物叶子上的鉄質沉淀有特殊的分佈。莫立施指出,這種物質主要地是沿到表皮細胞側壁和叶表交叉線上堆積,結果在其上形成了由氫氧化鉄組成的網子,其單個網圈絲毫不差地和位於其下的表皮細胞的外形相符合。

至於莫立施在水生植物表面鉄質沉淀中所發現的無色細菌莢膜,那麼極其可能的是,這些莢膜在沉淀形成以前,就已經在這裡出現了;只是在氫氧化鉄沉淀開始時,莢膜被這些物質包圍着,好像是不相干的內涵物一樣。水生植物的叶子經常在自己的表面上携帶有各種的微生物羣體,其中可能有外披有膠質莢膜的細菌,這是早已知道的事了。

這樣一來,莫立施本人所記載的事實,可以使我們得出結論,認為忒氏鞘鉄細菌之屬於鉄細菌是值得懷疑的。

2. 大鞘鉄細菌(*Siderocapsa major* Mol.)

這種細菌是莫立施在布拉格附近,福爾塔瓦(БЛТАВА)的不外通的套河的水面水中發現的。其細胞——無色球菌,橫徑 $0.7-1.8\mu$ 。具有不大的膠質團(菌膠團),氫氧化鉄往往在菌膠團的周圍,沿到它們的邊緣沉淀,以形成薄的銹色層。其不同於忒氏鞘鉄細菌之處,在於細胞在生活狀態下,很易於被看到。大鞘鉄細菌(*S. major*)菌膠團的外形如圖 29。

大鞘鉄細菌和忒氏鉄鞘細菌一樣,一望而知,氫氧化鉄沉淀之在菌堆附近分佈,是完全不受菌堆的形態和大小的影響的,和其中的細菌數目也完全沒有關係。我們在菌膠團的圖上看到,有的菌膠團總共只含有兩三個細胞,但卻圍有一條很寬的鉄質沉淀區域,而和其並列存在的含有約 25 個細胞的巨大集落,其旁則幾乎沒有

沉淀。假如莫立施發現的菌膠团所分泌与累积的氫氧化鐵，是由大鞘鐵細菌細胞的生命活动来决定的話，那么各种不同的集落附近的沉淀量，似乎是應該和其中的細菌数接近相称的，然而事实上我們並沒有看到这种現象。

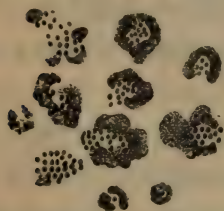


圖 29 大鞘鐵細菌(*Siderocapsa major*) (根据莫立施)。放大約 1,000 倍。

大家知道，在靜止的貯水池的鐵質水的表面，常可看到一層極薄的“鐵銹”，它之所以在这里形成，乃是由於，溶解在水里面的亞鐵的重碳酸鹽，和空气中氧气之間的純化学反应的結果。同时，如納得遜(Надсон, 1903)所指出的，水的表面最初出現有單个的極小的氫氧化鐵顆粒，随后逐漸的合併而成片狀薄層。这些顆粒是很容易粘着在各种居住在水面的微生物和其集落之上的，如果后者的表面具有相适应的物理化学特性的話。極其可能是，在莫立施所描写的情況下，所觀察到的正是这种現象。

根据这些，可以得出結論，为了要有把握的把大鞘鐵細菌列為是鐵細菌，莫立施所引用的事实是远远不够完善的。

(三) 鏈球鐵細菌屬(*Sideromonas* Cholodny)

不大的球菌或球桿菌，定居在線狀藻类(主要是 *Conferva*)的表面，在此形成膠質的，含有大量氫氧化鐵的小瘤。只有一个种。

絲藻鏈球鐵細菌 (*Sideromonas confervarum* Chol.)

大家早已知道了，許多線狀藻类，特別是小黃絲藻屬(*Tribonema*)的絲藻(*Conferva*) 在含有很多鐵的水中，往往披有膠質的、黃或銹褐色的贅生物——小瘤，大小不等(橫徑 10—100 μ)，圓或橢圓形。在顯微鏡下觀察時，帶有很多這樣結構的藻类好像鑲有珠子的綠線一樣。小瘤之所以呈黃色，乃是因为其中含有大量的

氫氧化鉄的原故。

从寇青格(Kützing, 1853)开始的,不只一次地發現了这些結構的,並把它們記作是 *Psichohormium* 的藻类学家們,往往把它們的發生說成是因为藻类細胞膜的膨脹和液粘化,而把其中的鉄的累积和二氧化碳之被綠色細胞所同化联系了起来。类如汉斯坦(Hansteins, 1878),假定,亞鉄的重碳酸鹽滲透入細胞,在細胞內被分解:二氧化碳被同化了,氧化亞鉄則和光合作用形成的氧結合,轉化成氫氧化物,逐漸地在粘液化了了的膜中累积起来。

但是,这种解釋是难以和直接观察的材料相吻合的。在显微镜下观察較透明的小瘤时,很容易相信,其中所含有的藻类細胞的外膜,形态上是十分正常的,显著地和組成小瘤的膠質物質区别开,但和同一藻类的小瘤范围之外的其他細胞的細胞膜則根本没有区别。

同时 *Psichohormium* 的發育史也是和这个假說不相一致的。*Psichohormium* 最初出現时,是呈粘液小滴狀,位於細胞的表面。在逐漸加大和在鄰近細胞上蔓延之后,小滴終於从各方面長滿了藻类的線体,並且其中包含有3—5个藻类細胞。同时瘤的界限很少是和藻类細胞的橫膜相符合的。可見,这种过程和膜的膨脹与粘液化是毫無共同之处的。最后,从汉斯坦的观点出發,就很难理解为什么氫氧化鉄的沉淀,只發現於某些細胞的周圍,而不發現於線体的全部長度上。

所有这些观察和見解,自然地就引起了一种概念,鉄質小瘤之在藻类線体上形成,應該認為是某些外来的微生物生命活动的結果。而实际上,在比較仔細地研究 *Psichohormium* 的时候,就不难断定其中經常含有大量的,形态和大小相同,看来是屬於同一种的細菌。这种微生物已被記載作絲藻鏈球鉄細菌(霍洛得尼, 1922)。

研究自然情况下的 *Psichohormium* 的时候,几乎不可能在其

膠層中發現有細菌細胞。只可以看出，小瘤物質是不均勻的，而是好像被一個孔莖很細的小網貫穿了似的。但如用稀鹽酸溶液處理

同一小瘤，而後充分用水沖洗，再用龍胆紫或碳酸復紅染色，那麼鏈球鐵細菌（*Sideromonas*）的細胞就清晰可見了。

如果在添加鹽酸之前，先使用甲醛（5—10%的）處理一下標本，還可以獲得更好的結果。因為在這種情況下，小瘤變硬，往後氫氧化鐵溶解的時候，就不會皺起，於是其中所含的細菌就可以保持着自己的天然位置了。原來它們在小瘤里是形成相當長的小鏈的，很像鏈球菌（圖30）似的。在自然情況下研究它們的時候，可以發現它們的膠質物質具有特殊的結構，這乃是因為小瘤之內含有大批的細鏈的原故。

按細胞形態看，絲藻鏈球鐵細菌可以列入球桿菌之內；長 $0.8—0.9\mu$ ，寬 $0.5—0.6\mu$ 。既沒有可動的階段，也沒有孢子形成。

小瘤物質之主体，無疑地，是由氫氧化鐵組成的。氫氧化鐵溶解之後，余下的少量透明而無色的膠態物質，則顯然是由某種有機化合物組成的。

Psychohormium 之增長（即氫氧化鐵在其中累積）是和鏈球鐵細菌細胞的繁殖同時地進行着的。這就給予了推測

鐵之在小瘤中沉淀是這種微生物氧化活動的結果以一個根據。不



圖30 絲藻鏈球鐵細菌（*Sideromonas confervarum*）帶有小瘤的絲藻藻體之一部，瘤內有三個顯明休眠細胞。小瘤的膠質中——絲藻鏈球鐵細菌的桿狀細胞。放大約1,500倍。

过鏈球鉄細菌的这种氧化过程进行得，無疑地，比嘉氏鉄柄桿菌或其他典型鉄細菌要慢得多了。这是可以用細胞活物質之量与死的代謝产物之量之比加以証明的：在嘉氏鉄柄桿菌方面——这个分数是分子很小，分母很大，而在鏈球鉄細菌二者近乎相等。想来鏈球鉄細菌是屬於兼性营养型的，甚至是屬於異营的鉄細菌的，鉄的氧化在其生活过程的力能学上只負有次要的任务。

奇怪的是，小瘤內所含的絲藻(*Conferva*)的細胞，是經常进行着特殊的變異的。首先是細胞里面的叶綠素含量大增，因而它們所具有的綠色，和位於小瘤之外的，同一線体上的其他細胞比較起来，要深得多。第二，其中积存有更多的貯备性的营养物質。有的时候这些細胞的体积显著地增大：变得稍稍比較長和厚些。看来，應該把它們看做是藻类發育过程中的休止时期，或者是藻类的休眠細胞(akinete)。同时一望而知，这些休眠細胞是專門在小瘤之內形成的。

鏈球鉄細菌不只可以在絲藻線体上定居，也可在某些別的線狀藻类，比如在板綠藻(*Mougeotia*)上定居。奇怪的是，在板綠藻上形成的小瘤和在絲藻上的比較起来，是另一副形态：它們好像圓筒形环帶或接合管。

關於藻类細胞和絲藻鏈球鉄細菌之間的相互关系的問題，我們將在下一章中加以討論。

三. 論某些想象的和研究得不充分的鉄細菌

以上我們已經把鉄細菌形态学和分类学中的最重要的材料尽可能簡短地，然而尽可能批判性地敘述过了。为了評論的完善起見，我們还必須再提到一些講解記載菌种的著作，这些著作的作者們，錯誤地或者是沒有充分根据地把他們所記載的类型列為是鉄細菌了。

布魯索夫(Brussoff, 1916)記載了一种名为双联鉄桿菌

(*Ferribacterium duplex*)的桿狀菌,是他在加有少量元素鐵和泥炭的水面鐵質薄層中發現的。這些桿狀菌呈黃色,在鹽酸中即退色,除此之外,它們还被产生普魯士藍的清楚反应的物質所包圍。作者認為,这就足够把他所發現的微生物算作是鐵細菌了。

在上面(79—80頁)已把關於大鞘鐵細菌的一切說過了之后,布魯索夫所引的的論据的不可信服性就未必需要解釋了。大家都知道,靜止而含鐵質的水的表面,鐵銹薄膜往往是由化学方法形成的。如果這些貯水池的水面上有任何不動的微生物,那么它們就會在原地完全被动地被氫氧化鐵微粒所包圍,終於被包到鐵質薄膜的里面去了。在這些情況下,正如維諾格拉得斯基(1922)所正确指出的,在含有鐵的亞氧化性鹽類的水面,不累积鐵的微生物比累积鐵的微生物更難於被發現。

稍后,布魯索夫所記作是石灰鐵桿菌(*Ferribacterium calceum*) (1918)的另一桿狀菌,說來也是同樣情形。作者認為這種微生物“在缺乏鐵的時候不只可以用錳並且可以用鈣來代替鐵”。按照維諾格拉得斯基(1922)公正的意見,可惜作者忽略了,鈣之累积是可以為極其多样化的,只由那些和微生物的生命活動有間接关系的原因所引起的。不用說,這種過程和在鐵細菌方面所看到的,作為它們特殊呼吸的直接結果的鐵的沉淀,是毫無共同之點的。

諾曼(1921)在其上面我們引証過的著作中,除了記載了11個已被我們提過的嘉氏鐵柄桿菌“類型”之外,尚記載了14個新種鐵細菌。他把其中之二(網鞘絲細菌 *Cladothrix reticularis* 和單鞘鐵細菌 *Siderocapsa monoica*) 歸入老的屬中,把余下的12種歸入新屬: *Siderocystis*, *Sideroderma*, *Siderobacter*, *Siderothece* 和 *Mycothrix* 之中。不過這12種之中尚有2種,即 *Sideroderma duplex* 和 *Siderobacter calceum*, 作者確証是和早已被布魯索夫所記載過的兩種鐵桿菌(*Ferribacterium*)完全相同的。

我們不打算在這裡談論這一切“新類型”的詳細記載,何況諾

曼本人關於这些新类型报导得就很少。在大多数情况下，他只限於在 2—3 行內作簡短的診斷，限於使用簡陋的模式圖，甚至沒有指出放大的倍数。只要指出，一切諾曼所記載的結構的基本特征彼此都是相同的。它們都是由大小和形态差異極大的小体或“細胞”組成的，这些小体或“細胞”是被包在——一个个的或是成組的——膠質的和包有氫氧化鐵的物質之內的。根据諾曼的意見，只有在 *Siderobacter* 方面鐵才是直接地沉淀在膜內的。

根据以前 (53—54 頁) 論諾曼的著作时所說过了的出發，自然的就会發生这样一个問題：这位作者所看到的和所繪出的小顆粒和桿菌，事实上是不是微生物的細胞呢？正如我們所見到的諾曼沒有可靠的依据来解决这个重大的問題。他一再強調，要想在那些由“死的和活的自然界的形成能力”(諾曼, 1921, 1923) 所产生的結構之間，划出一条明显的界限来，將是未必可能的。他又指出，他在研究鐵細菌的时候所用的“形态学分析”法，远不是可以有把握地辨別生活細胞的。

但是所有这些困难，只有在我們忽視了生物学的基本資料的同时，忘記了原生質这种至为普遍的物質，只要用微生物中早被应用的微量化学法，就可以很容易地看到的那种情况下，才好像是不可克服的。諾曼在这个問題上所表現的悲觀主义，不是偶然發生的。它應該是自然地發生在關於某些鐵細菌(嘉氏鐵柄桿菌，螺柄細菌)構造方面的，長时期占优势的錯誤概念的基础之上的。在把純由氫氧化鐵組成的死的結構当作是这些微生物活細胞的时候，不可避免的就要認為它們的假原生質具有“难染性”的特殊性質了，而在具有这种“难染性”的时候，千百遍地被試用於性質極多样化的微生物方面的一般研究方法，只好認為是不適用於鐵細菌了。關於鐵細菌原生質特性的錯誤見解，在一定範圍內，是被莫立施的，忒氏鞘鐵細菌細胞完全不能用任何細菌學上应用的染料染色的斷言所促成了。

現在我們來簡短的討論一些材料,這些材料是我們在諾曼的著作中發現的,是關於他所記載的 12 個新屬的。這些材料在多數情況下,如果要希望有把握地把這些新類型不只是歸入鐵細菌,就是歸入一般的微生物之中,也都是不夠充分的。諾曼進行了显微照相的只有兩個種,可惜,還是在放大倍數很小的條件下攝制的。其中之一(圖 31——諾曼,圖 4,表 I, 1921)應該說成是囊鐵細菌

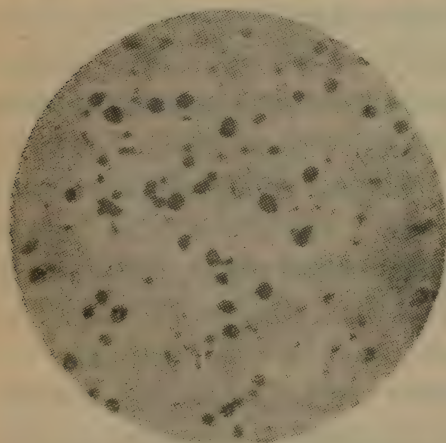


圖 31 囊鐵細菌 (*Siderocystis*) (根據諾曼, 1921)

菌(*Siderocystis*)的年輕集落。我們在這個圖畫上看到的顯然是由氫氧化鐵組成的,大小不等的,圓的,黑色均勻的斑點。在它們的內部看不到有任何包涵物,可見要決定那里有沒有微生物細胞,將是不可能的。

另一個显微照相上(圖 32——諾曼,圖 4,表 V)是放大 450 倍的,諾曼名畫的之曰膜鐵細菌(*Sidero-*

derma limneticum) 的結構。作者指出,這種細菌的細胞呈桿狀($1.5 \times 0.5 \mu$),有的可動,有的呈固着狀態。其呈固着狀態者,是被含有氫氧化鐵的相當厚的膠質膜所包圍着的。在显微照相上,我們看到很多不大的,形態不規則的斑點,里面清楚地顯有四分之一的已被顯著描述的透明區域。區域時而作橢圓形,時而圓形。它們的輪廓是不規則的。在放大鏡下仔細觀察這些內涵物,就不能不有一種印象,眼前所見的並不是細胞,而只是空的部位。當我們熟悉了原文(諾曼, 1927, 33 頁),知道暗色斑點之內的光亮區域很難着色,那麼這種推測就更覺有把握了。

圖中描写的是把盖玻片沉入水中几天而获得的标本,在这个盖玻片标本上,固着有各种不同的,可以作为該貯水池特征的微生物——包括那些具有固着小盤的。諾曼在自己著作的50和51頁上报导,被鐵所包封的附生植物类型膠柄藻(*Colacium*)和小椿藻(*Characium*)的小盤,給他弄錯了:他把它們看作是鞘鐵細菌了。很有可能,

在我們所看到了的兩種情況下,作者仍然是同樣錯誤的犧牲者。

現在讓我們來討論一下,諾曼为了要看到包封在氫氧化鐵沉淀中的細胞起見,所应用的方法。从他的著作中(37, 48 頁)意見的解說看来,我們可以看出,有时只是应用簡單的鹽酸处理法。这个方法的评价我們已經在上面(53 頁)談到过了。但是諾曼更加頻繁地採用形成普魯士藍的反应。按照他的說法,这个方法在研究沉入水中的盖玻片表面上的“銹色斑点”时,結果特別好。諾曼說“在染成深藍色了的斑点之內,到处显有桿狀細菌,显著地以自身的白色突出於藍色背景之上。”(37—39 頁)这种說法引起了略略知道鐵細菌的讀者的疑問。如果氫氧化鐵沉淀中的細菌,在用 $K_4Fe(CN)_6 + HCl$ 溶液处理标本之前是看不到的,那么它們怎样仅仅只因为沉淀由黃变藍了就变为显然可見呢?这样处理的时候,細胞本身的光学特性显著是改变了。但是如果在普魯士藍形成之前,細胞已經可以十分完好地看到的話,那么就不能理解,为什么要行这种反应了。可惜,作者在除去 $K_4Fe(CN)_6 + HCl$ 溶液之后,

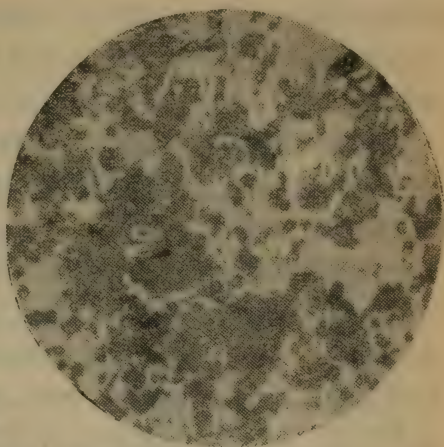


圖 32 膜鐵細菌 (*Sideroderma limneticum*)
(根據諾曼, 1921)

沒有試用碘来处理自己的标本。而正如早已指出了的，使用这种方法才可以沒有錯誤地，在氫氧化鐵沉淀中，識別出含有原生質的細胞來。

諾曼有时在鐵被鹽酸溶解之后，採用次甲藍染标本的办法作为輔助方法。但是否因而获得了良好的結果(虽然鐵細菌有“显著的难溶性”)，則作者沒有报导。

这一切說明迫使我們要極謹慎地对待諾曼的發現，並且要暫時地拒絕把他所記載的类型放在真正存在的鐵細菌(名單)之內。要驗證他的材料，应用比較可靠的方法是必須的。其中有些可以因而得到証实，也是可能的。例如，我們認為極有可能的是：自然界中实际上存在有桿狀鐵細菌，它們可以在各种沉在水中的物体

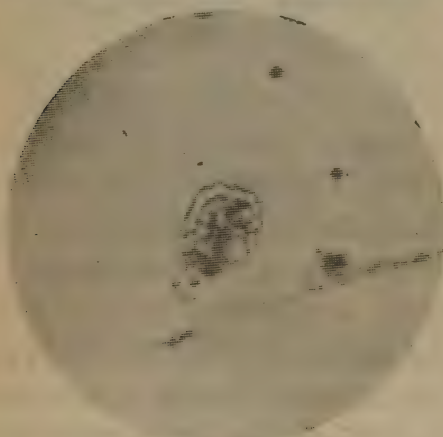


圖 33 在沉入水中 48 小时的玻片表面形成的鐵質薄膜。膜內几个細菌显著可見。
放大約 2,000 倍。

表面上形成少数的“銹鉄”斑点。在研究嘉氏鐵柄桿菌时，把盖玻片沉入在水中一些时候，我們有时就有机会在这些盖玻片上看到有圓形的銹色斑点，其內有一兩個显著可見的桿狀細菌，大小和諾曼所指的囊鉄細菌(*Siderocystis vulgaris*)和双联囊鉄細菌(*Siderocystis duplex*) (圖 33) 近乎相同。極其可能的是，諾曼在自己用同一

方法把玻片沉入水中所获得的标本上，碰到的是同类結構。只是無論是他的，或是我們的觀察，對於确定鐵細菌的新种來講，都不能被認為是足够的。

最后尚应提到一种有趣的，彼尔費列夫(Перфильев)記之曰楮

鐵細菌(*Ochrobium tectum*)的类型。这类微生物間或出現在較深的水層里,甚至出現在貯水池的底部,这些地方含鐵量之大足以使水全呈清楚的褐黃色。細胞卵形或橢圓形,端圓,長度 5μ ,寬 $1.5—3\mu$ (圖34)。在它們外面,可以區別出有膠質的含鐵“匣子”。在細胞分裂時同樣也分裂,大概是原生質的累積鐵的外表部分。細胞之一端具有不大的下凹部分,大概鞭毛就由这里突出。細胞有動的和靜止的,有的是一个个的,有的是呈小的集落的。根据作者的意見,这种类型近乎衣細菌科(*Chlamydobacteriaceae* Mig.),屬於鐵細菌。稍晚,諾曼(1921)所描述的膜鐵細菌屬(*Sideroderma*),根据彼尔費列夫的意見,應該算是和赭鐵細菌(*Ochrobium*)相同的。根据我們的意見,無論是这种相似性,或將赭鐵細菌列於近似衣細菌科的鐵細菌,都是極可懷疑的。

不可否認,赭鐵細菌(*Ochrobium* Perf.)和膜鐵細菌(*Sideroderma* Naum.)之間,是有着某些外部相似性的,但是所有諾曼描述的三種膜鐵細菌,在大小上是大大地不如赭鐵細菌的:它們的寬度,加上膠質膜,不超過 0.5μ ,而彼尔費列夫所描述的細胞的寬度,則往往在 2μ 以上。關於這兩種類型的細胞長度,情況也一样:赭鐵細菌的細胞遠較長。同樣显然的是,赭鐵細菌的參與細胞分裂的“匣子”和絲細菌屬鐵細菌的皮鞘毫無共同之點,鐵細菌的皮鞘從來也不會分裂的,並且不是原生質的一部分。

想來,彼尔費列夫所描述的微生物不應歸入細菌,而應歸入鞭毛藻類植物(Flagellate)。下一章中,我們將要看到某些可以在自身細胞原生質中累積大量氫氧化鐵的鞭毛藻類植物。



圖34 赭鐵細菌(*Ochrobium tectum*) a. 從下看的細胞形态; b. 從側面看的細胞形态; c—d. 集落的各种形态; 根据彼尔費列夫。放大約3,000倍。

四. 結 束 語

我們馬上就要結束我們的關於鐵細菌形态和分类的簡短敘述了。現在如果我們回顧一下在這領域內，從第一批鐵細菌發現之後，一百多年內所完成的一切，我們就可以看出我們在這個領域內的知識，仍然是很缺乏的。不錯，在這段短時間內，根據這種或那種的理由，以各種不同的名稱，歸入鐵細菌的類型有 30 種以上；但是其中大約有四分之一，現在看來顯然是死的結構，純然是由氫氧化鐵組成的，是鐵細菌分泌性活動的簡單產物。大約還有同樣多的類型應該認為是可疑的，因為有可能它們或者是非生物的結構，或者是其他微生物的殘體。而余下的一半之中，有些種還必須算作是同義字，有些種則根本不屬於鐵細菌組。

這樣一來，所余無幾——12 種類型，在以前的各頁中我們即已和它們認識了。不用懷疑，這份不大的名單今後將受到新的縮減。正如上面所已指出的，莫立施所記載了的三種類型：*Chlamydothrix* (*Leptothrix*) *sideropous* 和兩種鞘鐵細菌就有問題。旋轉絲細菌的足夠可靠的位置不能保證，因為這種細菌無疑地是屬於線狀細菌和藍綠藻之間的過渡類型的。

最後總共余下了 8 種，其屬於鐵細菌的問題暫時尚未引起懷疑。8 種中只有 5 種（赭色絲細菌，纖叢絲細菌，含鐵嘉氏鐵柄桿菌，小嘉氏鐵柄桿菌和大嘉氏鐵柄桿菌），典型鐵細菌的所有主要特征都十分顯著。大概這五種是屬於自營性微生物的。至於余下的三種，厚鞘絲細菌正如在緒論中所已指出的，無疑地是屬於兼性營養性細菌，多孢鐵細菌 (*Crenothrix polyspora*)。看來應該界於它們之間的地位。關於絲藻鏈球鐵細菌的營養和呼吸特性，我們暫時還一無所知。

由此可見，如果把百餘年來研究鐵細菌組的結果，根據在這段時間內，所發現的“好菌種”的數目，來加以評論的話，那麼就必須

承認这些結果是極微小的。應該注意到，由於所有的鐵細菌菌种都有世界分佈性，所以它們的数量決不会是很大的。

同样，我們關於鐵細菌發育史的認識也是很缺乏的。在描述某些类型的时候，往往只好局限於指出它們細胞的形态和大小。但是我們對於嘉氏鐵柄桿菌的研究（具有完全出乎意外的結果），則清楚地表明，在这个領域中需要作的，仍然是很多的。今后成功的基本条件乃是拟定和应用更完善的研究方法。現代微生物在这方面为研究工作者開創了广泛的可能。

五. 鐵細菌檢索表

甲. 細胞橢圓形，相互联成相当長的綫体。有时整個綫体是由一整個的原生質組成的，不能区分成細胞。氫氧化鐵堆积成圓柱形的空皮鞘状态……
..... 綫狀鐵細菌 I

乙. 細胞圓形或作弧狀弯曲，罕有呈直的桿狀者；有一个个的，有联結成集落(菌膠团)的。細胞所分泌的膠态氫氧化鐵，形态極其多样化——薄層狀，小瘤狀，綫狀，帶狀。沒有內腔可以作为綫狀或帶狀結構的特征：它們是由一因氫氧化鐵組成的，螺旋狀纏繞於本軸的周圍，有时相互圍繞。……
..... 簡單鐵細菌 II

I. 綫狀鐵細菌

- a. 細胞只行橫裂；厚度不逾 1μ
..... 1. 絲細菌屬(*Leptothrix* Kütz.) 1.
6. 細胞有时(当形成分生子时)縱裂，厚度自 1 至 5μ 或以上
..... 2. 鐵細菌屬(*Crenothrix* Cohn.) 2.

1. 絲細菌屬(*Leptothrix* Kütz.)

1. 皮鞘作長圓柱形，寬不逾 3μ ，淡黃色，表面光滑，由均勻、透明而折光性强的物質所組成。自由漂浮的綫体……1. 赭色絲細菌(*L. ochracea* Kütz.)

2. 皮鞘短，只中央部分呈圓柱形；一端(罕有兩端)逐漸縮小。厚度变化很大，有时可达 $10-15\mu$ 。由松軟的，微粒狀的，染成黃色或褐色的物質組成；

皮鞘外部的輪廓有时不显著。大部分不动的線体具有明显的頂端和基部……

……………2. 厚鞘絲細菌(*L. crassa* Chol.)

3. 皮鞘由很細而長的細毛束組成,往往相互緊粘在一起,但有时分散,形成弧狀。自由漂浮或在基質上爬行的線体……………

……………3. 纖叢絲細菌(*L. trichogenes* Chol.)

4. 細的,勉强可以看出的皮鞘,含有很少的氫氧化鐵。線体不动,以含有很多鐵的小盤固着……………4. 缺絲細菌(*L. sideropous* (Mol.) Chol.)

5. 从外部形态上看来,皮鞘很像赭色絲細菌(*L. ochracea*)的皮鞘。線体以相当規則的螺旋線,纏繞着藍色的或藍綠色的線狀藻类的細胞……………

……………5. 旋轉絲細菌(*L. volubiles* Chol.)

2. 鐵細菌屬(*Crenothrix* Cohn.)

不动。皮鞘大部分很細,鐵的含量很小。有时膨脹很甚,特別是在基部。形成小分生孢子时,線体往往在頂端膨大,具有球桿狀。細胞大小变化很大……………

……………多孢鐵細菌屬(*C. polyspora* Cohn.)

II. 普 通 鐵 細 菌

a. 細胞桿狀或豆粒狀。只由凹下的一面分泌氫氧化鐵,形成長而作螺旋狀纏繞的線体或菌帶……………1. 嘉氏鐵柄桿菌屬(*Gallionella* Ehrenberg)

6. 細胞球狀或短桿狀,形成菌膠团,圍以相当寬的氫氧化鐵的邊緣,主要出現於各种水生植物的表面……………2. 鞘鐵細菌屬(*Siderocapsa* Molisch)

B. 細胞球狀或球桿狀,联接成短鏈,成堆的短鏈包於含有鐵的膠态物質之內……………3. 鏈球鐵細菌屬(*Sideromonas* Cholodny)

1. 嘉氏鐵柄桿菌屬(*Gallionella* Ehrenberg)

1. 兩個依次分裂之間的細胞所分泌的小莖,很長(100—200 μ),經久不变……………1. 嘉氏鐵柄桿菌(*G. ferruginea* Ehrenb.)

2. 小莖短(長約20 μ),逐漸佈滿有氫氧化鐵的小瘤贅生物……………2. 小嘉氏鐵柄桿菌(*G. minor* Chol.)

3. 小莖很長(500—1000 μ),細胞远比前二种为大……………3. 大嘉氏鐵柄桿菌(*G. major* Chol.)

2. 鞘鐵細菌 (*Siderocapsa* Molisch)

1. 細胞小 ($0.4-0.6\mu$), 不能被一般染料染色.....
..... 志氏鞘鐵細菌 (*S. Treubii* Mol.)
2. 細胞比較大 ($0.7-1.8\mu$)..... 大鞘鐵細菌 (*S. major* Mol.)

3. 鏈球鐵細菌屬 (*Sideromonas* Cholodny)

細胞浸沉在絲藻 (*Conferva*) 和其他線狀藻類表面的, 含有氫氧化鐵的, 形成黃色小瘡的膠質物質之內..... 絲藻鏈球鐵細菌 (*S. confervarum* Chol.)

第二章 鉄細菌的生理学和形态学

一. 兼性营养的鉄細菌的研究

鉄質水中特有的微生物羣体，老早就引起了自然科学家們的注意了。已經确定，有些微生物只有在含有氧化亞鉄的水中才有。但是長時間並沒有人想到，这些微生物棲生地的性質和其生理学上的特征之間，應該是存在有因果关系的。1888年維諾格拉得斯基首先提出了这种概念。

早在1887年維諾格拉得斯基就發表了關於硫黃細菌的卓越著作了——这是他后来許多闡述無机营养性微生物著作中之第一个。在这个著作中維諾格拉得斯基指出，硫化氫和硫之被白硫菌(*Beggiatoa*)和別的硫黃細菌氧化，乃是特殊的呼吸活动。其所釋放出来的能，为微生物所利用，以滿足它們各种的生活需要。因此如果这种氧化作用或是由於硫化氫之不足或是由於其他原故而停止了，那么硫黃細菌所有其余一切生活現象也就随着中断。

这样一来，就头一次地确定了，能够被氧化的無机化合物，也像碳水化合物与脂肪一样，可以做为某些生物有机体的能量来源，同时也确定了，有很多微生物，它們的一切生活过程，都是靠無机物質氧化的能量而實現的。自然地会想到，鉄質水中的微生物一定也会有同样的現象，在那里經常进行着鉄之亞氧化物被氧化成氧化物的作用，而这种作用是和一定能量的释放分不开的。

1888年維諾格拉得斯基“論鉄細菌”的短篇著作出版了，在这个著作中，作者根据上述观点在研究鉄細菌的生理学方面做了初次的嘗試。正如我們下面將看到的，这个任务已經被他在本質上十分正确地解决了。可惜，这项研究工作無論是在它剛剛發表之

后,或者晚一些時間,都沒能得到应有的評價。而莫立施和某些其他作者的著作,在論鉄對於鉄細菌生理学上的意义的問題上,則引起了很大的混乱。这就促使了維諾格拉得斯基在 1922 年再一次地回到老問題上来,以期回答自己的对手的反対意見,和公正地批判性的闡明其他研究工作者們在 1888—1922 年一段时期內,在同一領域的工作中所取得的成果。

为了要把研究鉄細菌生理学 and 形态学的各种結果加以公正的評價起見,我們以后將要尽可能的按照历史次序,从上述維諾格拉得斯基的第一个著作談起。

整个微生物学史証明,研究任何微生物的生理学,成功与否,在頗大的程度上決定於研究工作者是否能發現适当的,在實驗室中培养这种微生物的方法。同时必須首先考虑到,使該微生物在實驗室中所处的条件,尽可能正确地符合於它在自然界中天然棲息地的一切物理、化学和生物学特点。在自然界分佈很广的鉄細菌之中,維諾格拉得斯基選擇了一种——厚鞘絲細菌 (*Leptothrix crassa*)¹⁾,沼澤草地的低窪处的鉄質水里的通常居住者——作为自己的研究对象。按照这种微生物棲息地的特点,給(为)它在實驗室中造成培养基,这种培养基應該叫做“人工沼澤”。在高約 50 厘米的玻璃量筒之底,放置少量已經在沸水中浸漬过了和煮好了的干草。之后,加入不多的新形成沉淀的氫氧化鉄,然后再用井水將容器充滿。植物殘余物的嫌氧性分解即迅速开始以形成各种的气体(氫、氨、硫化氫、二氧化碳)。氫氧化鉄同时被还原,其終产物在有游离的二氧化碳存在时,乃是可溶於水的亞鉄的重碳酸鹽。这种鹽向上扩散至距水面的一定距离,和自上面大气中滲透到这里的氧气相遇。在此区域和較上部之容器壁及近水面处,迅速地出現

1) 在維諾格拉得斯基的著作中,这种类型的細菌仍然是被名为銹色絲細菌 (*L. achracea*) 的,因为厚鞘絲細菌 (*L. crassa*) 的种名之确定要比較迟得多了。
(霍洛得尼, 1924 6)

了由厚鞘絲細菌線體組成的褐色絮狀物。

這種方法，除了維諾格拉得斯基之外，很多別的研究工作者也都試用過了，人們利用這種方法可以在任何時間內獲得厚鞘絲細菌的茂盛生長，只要試驗用水中是含有這種微生物的活細胞的話。

維諾格拉得斯基在自己其他的試驗中，使用了一種他把它叫做“人造含鐵質泉”的裝置。其主要部分乃是一個充滿自來水的大罐，加有少量的還原鐵，並使二氧化碳氣不斷的通入其中。把此大罐和自來水龍頭聯接起來，就不難使含有重碳酸鐵的水，慢慢地，但是是不停止地從大罐中流出來。以後再使此水沿到輸水管流到或是匯集到一個不大的敞開着的容器中，就可以仿做出自然界中天然鐵泉所具有的那些條件了。維諾格拉得斯基用這種方法同樣成功地獲得了“輸水管或容器壁上的豐富的鐵銹沉淀”。可惜，作者沒有指出，他有沒有在這種沉淀中發現鐵細菌。他只是在自己較晚近的著作(1922)中順便地提到了這些實驗。

為了要詳細研究絲細菌(*Leptothrix*)的發育史與最重要的生理學特性，維諾格拉得斯基使用了很普通的方法(用這種簡單方法，他早就獲得了很多涉及白硫菌的有意義的結果了)，這個方法就是“載玻片上的顯微鏡培養”。把一些打碎了的蓋玻片的細小碎片放在載玻片上，加上一兩滴鐵質水，再添加一些絲細菌的線體到水中去。之後，用整的蓋玻片把帶有細菌的水滴蓋上，靜置於室溫中。如是則位於水中的絲細菌的生活細胞，即固着在玻片的表面上，並迅速地轉變為典型的披有皮鞘的線體。如果逐日更換蓋玻片下的液體，那就可以維持這些線體呈活的，具有生命活動的狀態，達幾個星期之久。

由於絲細菌線體不活動，所以這樣的標本很便利於作長時間的觀察，維諾格拉得斯基就利用這樣的標本進行了很多簡單的，但是是很值得注意的試驗。他首先研究了使鐵細菌皮鞘呈黃色的鐵

的氢氧化物是怎样产生的。这个问题,有些研究工作者早就注意到了。比如孔英就在自己論鐵細菌(*Crenothrix*)的著作中發表推測,認為氢氧化鐵之在皮鞘層內沉淀乃是由於細胞生命活動的結果,他又認為這種現象和二氧化矽以及碳酸鈣之在某些植物細胞膜內累積是相似的。左甫夫(Zopf, 1882)反对这种看法。根据左甫夫的意見,鐵之累積,是完全和細菌的生命活動沒有關係的:其基礎是純機械作用——即溶於水中的鐵的化合物侵至膠狀體微粒之間——這和明膠與染料溶液接觸時所發現的現象相似。

維諾格拉得斯基最初一些試驗的對象是無色的厚鞘絲細菌(*L. crassa*)線體。可惜作者沒有指出他是怎樣獲得這種細菌的。可以假定,在他的培養中,(如後來莫立施看到的)鐵細菌的線體始終是無色的,如果溶液中是沒有氧化亞鐵鹽類的話,但是必須注意,無色的皮鞘可以含有氢氧化鐵。同樣可能,維諾格拉得斯基所利用的,是被二氧化硫所褪色了的線體,往后再加以討論。

把具有無色皮鞘的厚鞘絲細菌線體,放置於含有亞鐵重碳酸鹽的水里,維諾格拉得斯基注意到,10—15小時後,線體即染成深黃色。如果只加氢氧化鐵的細沉淀到水中,則線體始終是沒有顏色的。

這些試驗表明,鐵的亞氧化性化合物是可以在線體內(帶有皮鞘)被氧化的,但是它們仍然不足以解決這個問題,即細胞的生活原生質是否直接參加這個作用呢,或者歸根到底只是這些化合物在皮鞘內的純化學氧化作用。

維諾格拉得斯基指出,亞鐵重碳酸鹽進行純化學氧化作用時,必須氧的濃度很高,那就只有在和空氣直接交界的水的表面層中才有可能。而實際上,在他的實驗中,氢氧化鐵的薄膜只在水滴外圍形成。水滴內部,距玻片邊緣約0.5毫米的地方,就已經看不出這種現象的任何痕跡了。在這裡 Fe^{++} 的氧化作用只能是在絲細菌皮鞘內進行的,因此,絲細菌皮鞘即具深黃色。根據維諾格拉得斯

基的意見，這一事實已經足夠作出結論， Fe^{++} 的氧化作用是鐵細菌生命活動的直接結果。

也許可以反對這種意見的是：認為這種氧化過程可能系皮鞘膠態物質本身的接觸作用。但是，後來的許多試驗都清楚地揭露了這種推測是毫無根據的。原來絲細菌的線體，在用含二氧化碳的水洗的時候，是可以褪色的。如果把這樣已經褪色了的線體，再一次地放在亞鐵重碳酸鹽的稀溶液中，那麼皮鞘只在有厚鞘絲細菌活細胞所在的地方才能染成黃色。而沒有細胞的地方，皮鞘即使是在含鐵質水中停留了好多天，也仍然是沒有顏色的。使用這種方法可以得到一些線體，它們只在頂端染成黃色，而基部（在用二氧化碳處理之前色澤特別鮮艷）則沒有顏色。

這些最新的試驗明確而令人信服地指出，氧化亞鐵之在厚鞘絲細菌皮鞘內氧化，真正是決定於該微生物細胞的生命活動的。但是，基於這些試驗仍然不能決定，氧化作用究竟是在什麼地方完成的：是在原生質中呢，或是在毗連到細胞的皮鞘內（這些細胞也許會向到皮鞘分泌酶，以接觸性地加速鐵的氧化作用）。維諾格拉得斯基後來的許多試驗應該能解答這個問題。

實驗證明，細胞的增長和皮鞘的大量形成，只在每日可以獲得一二次新鮮而含有亞鐵重碳酸鹽的水供應的培养中才能出現，如果把水在使用之前放在敞開的容器中一個時候，那麼它就會失掉所有溶解在其中的氧化亞鐵（由於氧化亞鐵氧化和下沉為氫氧化物的沉淀）。在這種缺乏鐵的水中，厚鞘絲細菌線體是不能生長的，即使是每天換幾次水。但是，足夠的補充以新鮮鐵質水，則線體之增長和皮鞘之形成又從新開始。再度排除亞鐵的重碳酸鹽之後，生長又行停止等。

水中重碳酸鐵的含量和細菌生命活動之間的，這樣密切的關係清楚地證明， Fe^{++} 的氧化是在原生質內進行的。

維諾格拉得斯基在所有這些實驗的基礎上，得到了如下的一

些關於厚鞘絲細菌的生理学的概念。这些細菌的細胞吸收溶解在水里的亞鉄重碳酸鹽,在自己原生質中將其加以氧化,向外排出所形成的鉄的氧化性化合物。在这个放热反应中所釋放出来的能量,便轉变为細胞在維持自己的各种不同的生活机能时所进行的工作。根据維諾格拉得斯基的意見,这种微生物的一切生活过程,是專門地或者是主要地借助於这种特殊的呼吸作用而實現的。

这些概念被維諾格拉得斯基推广到其他种的鉄細菌上面。

根据化学資料,氧化亞鉄氧化所釋放出来的能量是極小的。因此,不足为奇,尽管鉄細菌細胞的生長相当緩慢,但是却必須改造大量的鉄的化合物。只須把这些微生物所分泌的氫氧化鉄(呈皮鞘和小莖状态)之量,和細胞(有时需要費很大力气才可以在它們的“代謝作用的形成产物”之中找到)本身的量,加以比較,就很容易地产生一种概念——它們所进行的工作該是多么偉大。

在厚鞘絲細菌細胞內形成的,作为其氧化性活动初产品的鉄的氧化性化合物:根据維諾格拉得斯基的意見,應該是可溶性的。作者認為有可能,它就是某些有机酸的中性鹽类。根据他的意見,这种从細胞向外分泌的鹽类,逐漸地在其周圍的膠質膜內累积。日益变为比較鹼性的物質,最后变为几几乎是純的氫氧化鉄。进行这些化学轉化的同时也發生着分泌产物溶解度的改变。起初,皮鞘在游离二氧化碳作用下,很易褪色,但24小时之后一般就不行了,这时如要排除其黃色,就必須使用鹽酸。

關於厚鞘絲細菌的細胞在制造本身有机質的时候,所需要的碳源和氮源問題,維諾格拉得斯基在1888年的著作中几乎沒有提及。他仅仅指出,加0.005—0.01%的丁酸鈣或醋酸鈉到井水中,就完全足够这种鉄細菌很好的生長了。作者当时尚沒有得出化学合成的概念,而我們也沒有在他的著作中,發現有鉄細菌細胞可能利用二氧化碳的任何啓示。

闡述鉄細菌生理学的第一个著作的主要結果,大体上就是这

样。可惜，維諾格拉得斯基打算以后發表的，同一个题目的比較詳細的报导，則根本沒有出現。拥护上述見解的間接論据，可以在同一作者若干年后所發表的，出色的研究硝酸化細菌的論文中找到詳盡的論述。这些研究工作头一次地毫無疑問地确定了，自然界中有能代替一般呼吸作用的無机物質之生理学的氧化作用。其后别的作者們証明了，利用氧化無机物的能量的能力，不只是硝酸化細菌所特有的，許多各种不同的其他微生物也有这种能力。應該料到所有这些發現，都有助於承認維諾格拉得斯基關於鐵細菌的特殊呼吸作用的概念，以推动同一个方向的新的研究。但是事实上發生的却是另一回事。

莫立施的著作已在 1892 年出現了，其結果在所有基本論点上都是和維諾格拉得斯基的結論相抵触的。莫立施在自己的實驗中，專門应用了人工沼澤的方法(这个方法是維諾格拉得斯基为了累积厚鞘絲細菌所提出的)。莫立施成功地証明这些鐵細菌即使不加氫氧化鐵，也可以極好地發育。應該記得，根据維諾格拉得斯基的意見，要形成亞鐵重硫酸鹽，氫氧化鐵是必須摻合到植物遺体中去的。莫立施为自己的實驗，配制了不含鐵的培养基：就是硝酸鈣 0.5 克，酸性磷酸鉀 $1/8$ 克和硫酸鎂 $1/8$ 克在 1,000 毫升水中的溶液。在这个培养基中加入少量的干草，溶体用絲細菌線体接种。細菌在这种培养基中生長極好。

莫立施后来用連續移种法，成功地把厚鞘絲細菌在不含有鐵的溶液中培养了好几代，而且在其中培养成功的鐵細菌的線体，所不同於自然界中發現的正常的線体者，只是皮鞘比較細和沒有鐵。——“由此可見，他說，維諾格拉得斯基著作的主要原理是不成立的，按照維諾格拉得斯基的結論，鐵細菌在其他植物間佔据着特殊的地位，因为它们的生命过程需要氧化亞鐵之氧化为氧化鐵的作用来維持。”

在自然条件下，鐵細菌的皮鞘始終是含有大量的氫氧化鐵的

这种情况，莫立施認為仍然不足以說是有利於維諾格拉得斯基的意見的。根据莫立施的意見，在这种情况下，鐵所負之任务，是和，比如，禾本科植物細胞膜內的二氧化矽一样的，大家都知道禾本科是可以在不含有二氧化矽的溶液中生長得很好的。

其次，莫立施提到維諾格拉得斯基以褪色了的絲細菌線体所作的試驗。正如已經提起过的，这些实验証明了氢氧化鐵之在皮鞘內累积，仅仅只在有生活細胞的地方。莫立施認為，这个事实仍然不能作为一个根据，以証明氧化亞鐵的氧化作用是在細胞原生質內进行的：似乎能有同样权利地“假定，生活細胞可以使膠質膜維持一定的物理-化学状态，从而能使膜可以吸收和累积鐵的化合物。”如果原生質确实是積極地参与了这种作用，那就似乎可以用微量化学反应在細胞內發現有鐵，但是，沒有一次成功地看到过。

莫立施說，鐵細菌最奇怪的特性決不在於它們特殊的氧化性活动，而是在於它們的皮鞘吸收鐵化合物的突出能力。同时皮鞘的机能“好像濾器，已被吸收了的鐵的化合物在其中停留，累积，如屬必需，还被氧化，但进行这种氧化时預先並不进入細胞，确切一点說不进入原生質之內。”

莫立施末了报导，他成功地把同一种鐵細菌培养在，除了加有干草之外，还加有少量氢氧化錳的溶液中。在这样的培养基中，鐵細菌線体在其皮鞘之內，累积了如此之多的氧化錳，以致它們的寬度可达 $5-10\mu$ ，甚或更大。根据莫立施意見，鐵之可以用錳来代替同样也說明不利於維諾格拉得斯基的見解，“因为直到現在，我們还不知道在植物界中，有任何一种情况可以証明，錳在有机体生命中可以执行和鐵一样的功能。”

正如我們所看到的，維諾格拉得斯基著作中最有意义的是他指出，玻片培养中的絲細菌線体，只有在它們周圍的溶液中含有亞鐵重碳酸鹽的时候，才可以出現有生長。可惜，正是这些極其重要的試驗，莫立施毫未加以注意：这些实验他在自己的著作中甚至提

也沒有提。其實維諾格拉得斯基最主要的結論恰恰是根據這些觀察而做出來的。在它們的錯誤性未被証實之前，決不能就認為維諾格拉得斯基關於鐵細菌呼吸的見解是被推翻了。

18 年之後，莫立施再一次在自己論鐵細菌的專著中和維諾格拉得斯基展開了爭論。這一次他描述自己的實驗，用的是絲細菌的純培養。因為這些培養是怎樣獲得的，對於今後並非是不相干的，所以讓我們來討論一下這個問題。

我們知道，如欲獲得任何微生物的純培養，首先必須選擇適合於該菌種的培養基。1904 年阿德勒爾 (Adler) 証明，絲細菌在檸檬酸鐵銨的 0.05% *M* 溶液中，可以和在維諾格拉得斯基培養基中生長得一樣好。根據這種觀察，莫立施實驗了很多含鐵或錳的有機化合物。其中很多是相當適合於培養絲細菌的，但以含錳的蛋白胨所得的結果特別好。如果加 0.05% 這種物質到源於布拉格自來水的水中，那麼 3—4 天之後，這種溶液的表面即出現很多褐色小點或絮花，大小逐漸增大，終於融合成一片深褐色的，主要是由絲細菌線體組成的薄片。

要獲得固體培養基，可以用含 1% 瓊膠的同一溶液。把這種培養基用很少量的絲細菌線體加以接種，之後傾至培養皿之中。幾天之後，其中出現褐色的，由絲細菌線體與某些無色球菌所組成的集落。想把無色球菌淘汰的嘗試長時間沒有成功。只有在把這種混合培養移至 2% 蛋白胨溶液中之後，才成功地達到這個目的。在 2% 蛋白胨溶液中很快地出現大批的厚鞘絲細菌的菌膠團。將它們移種至固體培養基，終於成功的分離到了這種細菌的純培養。

稍後莫立施為了分離厚鞘絲細菌的純培養，又用了另一種培養基：0.025% 錳——蛋白胨，和 10% 明膠對 100 克的泥炭水。被培養在不同培養基上的集落，彼此是顯著不相同的。在營養瓊膠上，它們是由帶有褐色皮鞘的、很長的線體組成的，在營養明膠上——則是由無色桿狀或短線體組成的。在後一情況下，氫氧化錳不是沉

积在皮鞘本身之内，而是沉积在集落的外边，沉积在直接和其毗隣，甚至和它們相距有一定距离的地方，成为大量的褐色小球狀。在液体培养基中，比如在 0.025% 錳-蛋白胨溶液中，絲細菌發育得好得多；使用軟水，莫立施获得了特別茂盛的培养。同时在溶液的表面，往往形成一層坚实薄膜厚达 3 毫米；是由長的綫体（帶有厚而褐的皮鞘）組成的。

莫立施用已經分离到了的純种厚鞘絲細菌，安排了（方式略有一些改变）同一个的，在其第一个著作中已經描述了的实验。用蒸餾水配制稀蛋白胨溶液（1—2%），接种以純培养的綫体。虽然这种溶液仅含微量的鉄，但絲細菌在其上發育得却很好，形成很多帶有細而無色皮鞘的綫体。

当然，这是没有什么可值得奇怪的地方的，因为莫立施为了分离純培养所应用的基質，含蛋白胨而不含鉄（除去蛋白胨本身成份中所含微量鉄之外）。虽然如此，但是作者認為这个結果很有意义，看来甚至認為他所描述的試驗可以根本的击破“維諾格拉得斯基假說”。根据莫立施的意見，絲細菌在沒有鉄时能够發育得旺盛，同时形成無色皮鞘的事实，無論如何也不符合維諾格拉得斯基關於氧化亞鉄的氧化對於鉄細菌具有生理学上的意义的觀念。莫立施忽略了，他的实验是完全不能和維諾格拉得斯基的实验相提並論的。維諾格拉得斯基的“培养基”乃是一般的純井水，只含極其微量的有机質，而在莫立施的实验中，微生物是被培养在蛋白胨溶液中，不只能供以丰富的碳源和氮源，並且能供給細菌以所有必需的能源。

莫立施也討論到維諾格拉得斯基用已經在空气中靜置了一个時間的，並已不含有鉄的亞氧化性化合物的水所作的实验。正如这些实验所証明厚鞘絲細菌在这样的水中是不能生長的。莫立施指出，在从水中排除鉄的时候，水也丧失了溶解於其中的气体（二氧化碳，硫化氫，氨），特別重要的是，其中所含的有机物質大量減

少；根据莫立施意見，有机質是鉄細菌营养所必需的。

最后莫立施發表意見，認為水中已被溶解了的鉄的高度含量——無論是呈亞氧化的重碳酸鹽狀態，或者是帶腐植質的化合物狀態——是有利於鉄細菌的，因为它可以帮助鉄細菌排除大批的，不能在鉄鹽濃度較高的条件下發育的競爭者。

總結莫立施在鉄細菌生理學上的見解（已經在其兩個著作中被敘述過了），可以說，根据他的意見，這些細菌在生理學方面，凡几乎和普通異營性微生物沒有區別。無論是構成細胞或是呼吸，有机物質都是它們所必需的。在鉄細菌的生活中，鉄的亞氧化性化合物並不負有任何重要任务：也許，它們仅仅只能起生態學因素的作用，仅仅只是不利於和鉄細菌相競爭的微生物的發育。氫氧化鉄之在皮鞘內累积——同樣是不重要的現象，仅仅為這些結構的物理化學特性所決定。細胞的原生質毫不直接參與氧化亞鉄的氧化作用。它可能間接的影響到鉄在皮鞘內累积，因為皮鞘的物理化學性質是要靠其生命活動來決定的。

莫立施觀點，雖則在實驗上根据不足，畢竟在以後鉄細菌方面的工作中還是具有重大的影響的。莫立施的研究工作長時間內沒有受到認真的批判，因此長久地在微生物學的这个領域內保持到“最新成就”的性質，無疑地，也促成了這一點。

只有在1911年，我們才在李斯克(1911)的著作中，看到關於上述莫立施觀點的短而浮淺的批判性意見。八年之後同一作者(李斯克, 1919)更詳細地批判了這些觀點，並且堅決地表示支持維諾格拉得斯基的見解。最後，又過了三年，維諾格拉得斯基(1922)本人的論文發表了，在這篇論文中，根据貝涅克(Benecke, 1924)的說法，這位研究自生性細菌的“老師傅”，以青年人般的热情，捍衛着他在34年前，在鉄細菌問題中所持的立場。

現在讓我們來討論一下李斯克和維諾格拉得斯基的批判性意見。

李斯克(1919)和莫立施一样,拥有厚鞘絲細菌的純培养,是他在含有 1 % 瓊膠和 0.01 % 醋酸錳的培养基上分离到的。虽然这个培养基,按营养价值来看,远不如莫立施的蛋白胨——瓊膠,但是鐵細菌在其上發育得極好,形成帶有薄皮鞘的長的線体,开始时無色,随后,由於氧化錳沉淀的結果,变为褐色。正如上面已經提到过的,維諾格拉得斯基(1888)已經發現醋酸鹽對於厚鞘絲細菌來講是十分完好的碳源。

李斯克首先以这种細菌的純培养重复了作为莫立施一切結論的基础的主要實驗。同时获得了同一結果。也就是,厚鞘絲細菌在 1—2% 的,既不含鐵也不含錳的蛋白胨溶液中生長得極好,同时形成帶有薄而無色皮鞘的線体。

更早,李斯克(1911)証明了維諾格拉得斯基的試驗,並且基本上証實了它們。但是正如这位作者所正确地指出的,决不要認為維諾格拉得斯基和莫立施所取得的結果,是處於不可調和的矛盾中的。“極有可能——李斯克說——絲細菌 (*Leptothrix*) 当环境中有机物質含量充分时,可行異營性生活,而当这些物質缺乏时(對於已被提名了的微生物來講),亞鐵重碳酸鹽的氧化作用就具有生理学上的意义了。”

很多微生物可行兼性营养已被确定了。大家都知道,比如氧化氫氣的細菌,既能借有机物質以發育,也能在沒有有机物質时同化二氧化碳。其次李斯克报导,在他收集的生活微生物当中,有 18 种不同种的藍藻純培养,它們已經在黑暗中在培养基上行異養生活了好多年,同时多半能旺盛生長与繁殖。但是假如把它們移至無机培养溶液中,並置於陽光下,則它們开始利用二氧化碳,这样一来就又变为自生性微生物了。“根据藍藻的純異營性生長——李斯克說——显然决不能作出它們不能吸收二氧化碳的結論來。”莫立施觀察到絲細菌在蛋白胨溶液中生長,恰恰也是一样,也絕對不能証明这种微生物仅仅只能行異營性营养,而不能在其他条件

下,利用氧化亞鐵的氧化所釋放出來的能,行自生性生活。

要能得到關於鐵細菌生理學的正确概念,首先必須注意的,不是在實驗室培養中人工強迫它們所採的營養方式,而是在自然條件下它們所呈現的營養方式。在自然界中,在鐵細菌繁殖特別茂盛的貯水池里,根據李斯克和維諾格拉得斯基一致所指出的,有機物質的含量只是極少的,甚至是根本不會找到的。但是純種厚鞘絲細菌生長得特別好的,恰恰是在濃度比較高的蛋白胨溶液(1—2%)中。如果把它們移種至比較稀釋的蛋白胨溶液中(但是按本身的濃度來看,仍然是大大地超過天然鐵質水中有機物質的含量的),那麼它們的生長就變得很慢,甚至完全停止。

關於李斯克的這些意見,維諾格拉得斯基(1922)指出,決不可能用適當的方法來強迫它們行異營性營養的絕對嚴格自生性微生物是未必存在的。“看來硝酸化作用的細菌對於這樣反常的生活方式所表現的抗拒性是最大的——維諾格拉得斯基說——但是,在這種情況下,也決不能保證最後就不能引起變種,突變,變性的形成,從而獲得與野生菌種很少相同之處的實驗室小種。同時,變種等學說或可用具有某些有趣的、但在了解這些細菌在自然界中的任務上,也許意義不大的新事實來加以充實。就如同植物學家把野生植物種和其栽培小種(族)嚴格加以區分並只把前者算作是自然羣社一樣,細菌學家最後也應當考慮到這個尚未能足夠理解的原則。”

維諾格拉得斯基的這一切意見,實質上是完全正確的可貴的,但是未必和厚鞘絲細菌有直接關係。極其可能的是這種微生物在自然界中,視情況的不同,有時行自營性生活,有時行異營性生活。它特別頻繁的出現在沼澤草地的低窪地的靜止或流動緩慢的水里,人們在這裡常常可以在任何深度,在各種線狀藻類之間發現厚鞘絲細菌。相反地,在鐵泉和水井的,極其缺乏有機物質的清潔水中,這種細菌通常是根本找不到的。在這裡代替它的是另一種鐵細菌——赭色絲細菌,正如已經提起過的,人們早先是把它和厚

鞘絲細菌混淆在一起的。

維諾格拉得斯基在自己論文的其他部分中討論了一個問題，絲細菌是否是真正如李斯克所假定的，在自然条件下可以行異營性营养。作者認為，李斯克所研究的純是“實驗室的变种”。同时維諾格拉得斯基引証了在自然界中的观察，根据他的意見，从这些观察中可以指出，这种微生物的特性在於它們是清潔的，缺乏有机物質的鉄泉水里的典型居住者。显然，在这种情况下，作者所指的不是自己本来实验的对象——厚鞘絲細菌，而是在自然界中分佈广泛得多的菌种——赭色絲細菌。这两种細菌的根本混淆，無疑地，强有力地促成了各位研究工作者在鉄細菌营养問題上的意見極為分歧。同时維諾格拉得斯基(1888)本人錯誤地把他所研究了菌种(厚鞘絲細菌)認為是典型的鉄細菌，認為这一生理組的微生物的其余代表，在各个方面都是和它相似的这一点也起了一定的作用。

我們現在再回到莫立施所提出的，反对維諾格拉得斯基理論的意見上来，可以看出，其中之第一个和最重要的論据是經不起批判的。而他的第二个論据——關於鉄之可以为錳代替的性能，根据李斯克和維諾格拉得斯基一致的意見，反而是一种利於氧化亞鉄的氧化作用，對於鉄細菌有重大生理学意义的見解的。正如已經提起过了的，莫立施根据鉄作为生理学上必要的元素来講不可以被錳所替代的这个理論出發。但是鉄細菌可以同样的氧化鉄鹽和錳鹽。因此，莫立施得出結論，这个作用不可能有任何生理学上的意义。但是他同时忽視了，鉄之不可以被錳所代替的結論，正是基於把鉄的作用看成是营养元素的实验的。其实氧化亞鉄對於鉄細菌来講首先是呼吸物質。从这个观点出發，關於鉄可以为錳所代替的性能，誰也还没有研究。

其次大家都知道，氧化亞錳的鹽类，比起相应的鉄化合物来，要難於接受氧化得多了。對於錳来講，要使之形成氫氧化物，只憑錳鹽溶液和空气的單純接触，那是不够的。只因有鉄細菌的存在，

这种作用才能进行得很快,很有力,所以,显然,它在这种情况下是具有生物化学性質的。

維諾格拉得斯基認為,从莫立施的觀察出發,只可以作出这样的結論来,就是,絲細菌所具之氧化性的机能,尚沒有达到像別的,比如像硝酸化細菌和硫黃細菌,只能以氧化一个一定化合物的無机質氧化者的那样專化性的程度。“不过——維諾格拉得斯基說——根据現有的資料可以假定,鐵細菌組中,除了严格鐵細菌(嘉氏鉄柄桿菌,螺柄細菌)之外,大約同时还必須区别鉄錳細菌——鉄細菌,絲細菌和其他等,也許,說不定还同时要区别严格的錳細菌。”

李斯克提到了莫立施關於鉄細菌之所以从失去了鉄的水中消失的意見,並从而討論到,在自然界中有机物質是否真正能作用於这些微生物分佈和發育的这个問題。他在自己的兩篇著作中指出,他曾經不止一次地在化学分析不能發現有任何痕跡有机化合物的鉄質泉中,看到赭色絲細菌的茂盛繁殖(这一次,大約不是厚鞘絲細菌)。而另一方面他始終也沒有能够在含有相当大量有机物質的水中發現鉄細菌。因此,李斯克認為,鉄細菌之所以不能在失去鉄的水中發育,純然是因为缺乏它們所必須的鉄的原故。

李斯克还認為莫立施的關於鉄細菌可以毫無損害地忍受高濃度鉄鹽(可以保障鉄細菌排除競爭者)的推論是不正确的。李斯克指出,根据他的實驗,赭色絲細菌(=厚鞘絲細菌),相反地,對於鉄和錳鹽增高了的濃度是極其敏感的。溶液中这些鹽的含量較大,大多数別的微生物很易忍耐,却可以完全阻止鉄細菌的生長;同一鹽类的濃度較低时,相反地,對於它們起有利的作用。

最后,李斯克引用莫立施(1910a)著作中所借用了的,關於絲細菌在各种培养基質(不含有鉄与錳的和含有鉄与錳的)上生長的資料,並且指出这些資料違反莫立施自己的意見,是証明鉄和錳對於該微生物具有重大生理意义的,因为在不含有这些金屬的溶液

中，它們的生長比起有這些金屬存在的時候來始終要壞得多，或則完全沒有生長。

關於莫立施的著作，李斯克和維諾格拉得斯基最重要的批評性意見就是這樣。把這場持續 30 年的論爭加以總結，我們可以得出結論，莫立施並未能動搖維諾格拉得斯基根據自己 1888 年的實驗所得出的，關於絲細菌生理學的結論。

*

*

*

*

本書第一章中已經指出，維諾格拉得斯基和莫立施在自己的實驗中所研究的，無疑地，不是真正的赭色絲細菌而是厚鞘絲細菌。看來可以肯定，關於李斯克的著作 (1919) 也是一樣。由此可見，這三位作者（我們的關於線狀鐵細菌的知識應該歸功於他們）安排自己的實驗所用的是同一種細菌。為了能對這種微生物最重要的生理學特性，產生一種儘可能比較完善、比較清楚的概念，我們說現在應該來查看一下李斯克 (1919) 的研究工作。

我們已經提到過了，李斯克分離絲細菌的純培養所用的瓊膠只含有 0.01% 醋酸錳。因為這種培養基是用蒸餾水配制的，所以細菌的無機鹽和氮的唯一來源將是存在於瓊膠中的雜質。細菌也能從瓊膠中取得某些有機物質；大家都知道，市售瓊膠之中，經常是含有有機質的。

李斯克為了要獲得絲細菌純培養，曾經使用過如下的方法。在瓊膠平面培養基（其成分上面已經指出過了）之表，加注預料含有這種微生物的液滴於其上，然後用玻璃鏟將液滴均勻地分佈於營養基質的表面。李斯克指出，瓊膠平面應該是十分新鮮的，表面還須具有一定的凝聚水。干了的薄片上，集落生長很差，或者根本不生長。可是即使是在遵守一切必須的預防措施的條件下，作者也遠不是隨時可獲得純培養的：薄片之上往往一個集落也不出現。

因為接種時所用的材料總是從赭色絲細菌天然居住場所採取的新鮮材料，所以個別的失敗，李斯克認為，乃是由於只有這種細

菌發育中的一定阶段,才能以在人工营养基質上生長,而“原始材料之中,时常所沒有的,恰恰是这些阶段”。不过正如早已指出的,另一种解釋法要比較可能得多了。自然界中存在有大量的線狀鉄細菌的集团,主要是由分佈比較广的赭色絲細菌的線体組成的。因为这种細菌在自然界中,在很純而毫不含有有机物質的鉄質水里發育得特別好,所以自然而然地就会推測到,它是屬於严格自生性微生物的,它不能在人工营养基質上利用有机化合物来生長。因此如果从赭色絲細菌叢集中採取材料以行接种,那么能以在营养琼膠上生成並形成集落的,將不是这种細菌而是兼性营养的厚鞘絲細菌(*L. crassa*)。但是自然界中这两种細菌远不是随时都是在一起出現的。因此用不着奇怪,李斯克和早先莫立施一样,在含有有机物質的培养基上分离赭色絲細菌純培养的实验中,十分頻繁地“由於不知道的原因”遭受到失敗。可惜,这些作者之中沒有一个敢於用最新的,当时引导維諾格拉得斯基走向發現硝酸細菌的方法:完全放棄有机营养机質,轉而採用純無机培养基。

根据李斯克的說法,在“恰当的”接种場合下,集落之在瓊膠平面上开始生長,經過2—3天即可以在显微镜下观察出来(室溫中),8—14天以后集落变得虽肉眼也可以看到的了,並且还可以移种至新鮮营养基質之上。線体达到了充分長度,頂端往往作螺旋狀卷起。起初,集落之在瓊膠上生長是不伴有氧化錳的沉淀的。在这个發育阶段中皮鞘是看不到的。只有在氫氧化錳的分泌开始之后,皮鞘才变为显而易見的。

其次,李斯克确定,各种最常用於細菌学技术上的,含有很多有机質的培养基(肉湯蛋白胨琼膠,肉湯蛋白胨明膠,馬鈴薯,牛奶,血清等)是完全不适於培养絲細菌的:在这些培养基上是决不能發現有任何生長的。只有在稀蛋白胨溶液中(0.5—2%),才出現有相当好的生長。同时出現帶有薄皮鞘的長線体。在更加稀釋的蛋白質溶液中(0.1—0.5%)出現有同样的線体,但是它們生長得

很差。而在蛋白胨濃度較高的時候(高於2%)所看到的,几乎完全是可動的,長度不等的桿狀菌。在這種情況下,線體形成只開始於很老的培養中。

在用加有碳酸錳的蛋白胨溶液所作的實驗中,可以得到很有意義的結果。大家都知道,這種鹽類不易溶於水,在空氣中也不受氧化。因而其溶液之不同於碳酸鐵溶液在於穩定性較大。它的這些特性在作實驗時是很為方便的。比如可以加過量的碳酸錳到培養基中去;隨着它之被細菌從溶液中吸收和沉淀,多餘的一部分將被溶解,這樣一來培養基中碳酸錳的濃度隨時可以維持在一個水平上。

看來,如果加到蛋白胨溶液中去的錳的碳酸鹽是過量的,那麼絲細菌在這樣基質上的生長,將隨着蛋白胨的含量而有所不同。在高度稀釋(0.1%蛋白胨以下)的溶液中沒有任何生長。濃度中等則錳在皮鞘內累積,細菌也生長得稍微好一些。最後,在更加濃的蛋白胨溶液中,錳之加入對於細菌的生長並無顯著的影響。但是如果實驗中所用的錳的碳酸鹽並不過量,僅僅是其稀釋溶液,那麼蛋白胨濃度低時絲細菌生長得比沒有加錳時較好,並且有錳的氧化物在皮鞘內沉淀。

這樣一來,我們可以看出,在中等的,最有利於絲細菌的蛋白胨濃度下,細菌的生長顯著地因為錳的加入而加速。顯然,這種金屬之存在在生理學方面並非是毫無意義的。同時也可以清楚,在有機物質不足的情況下,碳酸錳的過量將妨礙細菌的生長。但是在碳酸錳含量少時,有機物質不足,錳有利於細菌生長的影響。

同樣有意義的是,李斯克指出,在加有錳的蛋白胨溶液中,僅僅只有在細菌把溶液中所有的有機物質消耗完了之後,也就是說在對照培養中沒有錳,生長已經停止的時候,錳的氧化物之在皮鞘內沉淀才開始。

為了要更接近於絲細菌在自然界中生長的條件,李斯克用泥

炭、枯草和干的树叶湯安排了一系列的試驗。湯配制法如下：取 5 克空气中風干了的材料，放在 1 升蒸餾水中，煮約 5 分鐘。濾出所得溶液，用苛性鉀稍加鹼化。如此配成的湯只含極其少量的有機質，緊在實驗之前，再用水稀釋 10 倍。

這種湯營養價值顯然不很高，絲細菌的純培養在其上生長極差。但如在这种溶液中加入過量的碳酸錳，生長就大大地加強起來了。使用树叶湯所得的結果特別驚人。在这种場合，很容易選擇出這樣一種濃度的營養溶液，就是沒有錳時，肉眼決不能看出有任何細菌的生長來。但是只須在此溶液中加入少量碳酸錳，生長立即顯著地加強了起來。

如在树叶湯中加少量的細鐵屑，同樣也對絲細菌的生長發生有利的影響。不過在這種情況下，看起來效力要比加錳時為弱。此外，鐵有時還可以形成大量的鐵銹沉淀，以妨礙觀察。

如果加至培養基中的錳是不過量的，而是為量很少，呈弱溶液狀態的，那麼，一俟所有的錳從其周圍的液體中消失，細菌的生長即行停止。重新加碳酸錳至同一培養基中之後，生長立即恢復。李斯克認為，可以從此得出結論，加錳所引起的生長的強化，並非是因為 Mn^{++} 離子的刺激作用，而是因為錳的碳酸鹽的氧化作用，它和氧化錳之在細菌皮鞘內沉淀有着因果上的關係。

至此，所有記載了的李斯克試驗都指出，氧化亞錳的氧化作用是最密切地和絲細菌的生命活動聯繫着的。同時這些實驗還作出可能的預測：這種微生物的生長，是可以依靠 Mn^{++} 和 Fe^{++} 的無機鹽類的氧化所釋放出來的能量而進行的，甚至在周圍溶液中含有許多有機物質的時候也是這樣。

於是自然而然地就發生了一個問題，絲細菌是否可以在培養基中完全沒有有機化合物的條件下生長。換句話說，這種微生物是否能以化學合成的方法，從無機物質中製造其所必須的有機物質？李斯克以後的一些實驗使得肯定地回答這個問題有了可能。

設法在這些實驗中應用鐵鹽，作者遭遇到了自己所不能克服的困難。因此他又重新利用了錳的碳酸鹽。在用成分如下的溶液所進行的試驗中，獲得了很好的結果：

重碳酸錳，飽和溶液	1:10
重碳酸鈉	0.001%
硫酸銨	0.001%
磷酸鉀	微量
硫酸鎂	微量

要配制重碳酸錳的飽和溶液，可以把化學純的二氧化碳氣通過懸浮在水中的碳酸錳懸浮液，而後濾出溶液。所得飽和溶液是完全不適於鐵細菌的發育的。僅僅只在用水將其按 1:5 之比稀釋之後，絲細菌才可以開始生長。李斯克往往使用更加稀釋的溶液 1:10，因為它可以得到更好的結果。再把上述的鹽類加至這種溶液之內，而後蒸氣滅菌 25 分鐘。這時部分重酸鹽已被分解，但液體仍然是十分透明的。

將如此配成了的溶液盛入容積不大的三角瓶(200毫升)中，接種以瓊膠平面上的極少量的純培養。在室溫中經三日，即可看出生長已經開始。無數的由長而染成褐色的絲細菌線體組成的絮花狀物，迅速地容器之底和壁上出現。而在對照培養(含有同樣的鹽類只是沒有錳)中，則從來也沒有看到有任何生長的徵兆。

這樣一來，厚鞘絲細菌生理學的根本性問題——這種微生物可否在純無機溶液中生長——就肯定性地被解決了。

可惜，李斯克按着這裡所描述的方法所安排的實驗，遠不是全部都同樣有成效的：往往在溶液中並發現不到有任何的生長。李斯克沒有能夠弄清楚這些失敗的原因。他只發表了自己的意見，認為這些失敗的原因和在分離純培養的時候，所經常遭遇到的失敗原因是一樣的。但是我們覺得更可能得多的是，某些培養中之所以沒有生長，應該歸之於溶液中呼吸材料（即錳的重碳酸鹽）的可能

缺乏。事实上，要知道鉄細菌所必須的这种化合物，从一开始起，营养液体中为量就很少；其一部分以后在灭菌时，还要遭到分解。到終了，培养基中就是連沉淀也沒有了，当其从溶液中消失之后，細菌还从什么地方获得重碳酸鹽呢。同时也不應該忘記，自然界中厚鞘絲細菌主要地是氧化亞鉄的重碳酸鹽而不是錳。

在确定了絲細菌可以在純無机溶液中發育之后，李斯克轉而研究这些鉄細菌的生長決定於溶液中碳酸的含量的問題。他在这方面的最初一些实验，是用蛋白胨溶液来作的。

把盛有培养的燒瓶放在一些比較大的玻璃容器中，其中一些玻璃容器之中含有除去了二氧化碳的空气，另一些玻璃容器則相反，二氧化碳气的含量增高达將近 1 %。結果沒有錳的和有錳的培养，其反应是各不相同的。当时在第一种情况下無論是在有或沒有二氧化碳的时候生長都完全一样，而在第二种情况下(碳酸錳的含量是过量的)細菌的發育則有明显的差異：有二氧化碳存在，則一定的時間之后，即可看到絲細菌生長得很好，並且帶有氫氧化錳的沉淀；而在沒有二氧化碳的空气中則生長極慢，並且从游走孢子形成線体的作用也被强有力地抑制了。

先用沒有錳的水把树叶湯稀釋到絲細菌在其中几几乎不显有任何生長的程度，而后以之作实验，則所得的結果更为清晰。培养基中帶有过量碳酸錳，則有二氧化碳存在时，培养發育得很好；而沒有二氧化碳的时候，它們几乎完全不生長；錳的累积只能在接种时被移入到溶液中的線体内看到。

因为碳酸錳的溶解度是显著地決定於空气中二氧化碳的含量的，所以根据李斯克的意見，絕對不能从上述实验得出結論，絲細菌可以同化二氧化碳。当然不能不同意这一点，但是也必須記住，絲細菌之同化二氧化碳和进行化学合成的能力是可以利用別的(上面已描述过了)，李斯克用純無机培养基(这些鉄細菌在其上生長的培养基中，除了碳酸，重碳酸鹽和游离的二氧化碳气之外，不含

有任何别的碳源)所作的实验加以证明的。

李斯克用厚鞘絲細菌 (*Leptothrix crassa*) 的純培养作的实验, 最主要的結果就是这样。其中最重要的就是这种鉄細菌可以在某些有机培养基上生長得很好, 同时也具有自营性生長的能力, 也就是說, 这种鉄細菌乃是典型的兼性营养性微生物。

應該指出, 李斯克本人从敘述自己的实验轉到下結論的同时, 突然地露出了很大的动摇性, 最后显示出在莫立施和維諾格拉得斯基之間採取了十分不定的立場。唯一的結論 (作者認為可用絕對的和明确的形式来表示的) 在於鉄和錳之为自然成長条件下的絲細菌線体所累积, 在它們的营养中具有决定性的意义。誠然, 李斯克並不否認, 这些金屬的亞氧化性鹽类的氧化對於絲細菌來講, 可以負有能量来源的任务, 依靠着这种能, 二氧化碳才能被这些微生物所同化, 但是根据他的意見, 为了徹底解决这个問題, 尚須繼續实验。

下列例子表明李斯克是多么深远的把自己陷入躊躇之中。在討論關於鉄和錳鹽类氧化作用的生理学意义的問題的时候, 他認為可以假定, 这个作用中釋放出来的能也許被消耗在同化树叶湯中有机化合物的碳素上, 否則这些化合物便不能为絲細菌細胞所消化了。但是另一方面, 根据他的意見, 同样可能的是, 相反地, 湯中有机物質的碳素乃是同化二氧化碳的能量来源。他認為这是可能的, 因为他的实验揭露了二氧化碳的重要生理学上的意义。關於所有这些难予設想的相互矛盾的假定, 只須重复一下維諾格拉得斯基 (1922) 对李斯克 (1911) 其他較老的著作所作的批評即够了: “好在作者所报导了的事实是最明显不过的, 以致要以类似的解釋来蒙蔽其意义, 那是不可能的。”

二. 自养营养的鉄細菌的研究

現在我們轉而來研究李斯克 (1911) 其他的著作——說明含鉄

嘉氏鐵柄桿菌生理學的。應該指出，李斯克本人把他所研究過的鐵細菌，算作是愛立斯所確定的菌種含鐵螺柄鐵細菌 (*Spirophyllum ferrugineum*)，而這種菌種正如我們已經在當時指出過的 (參看 53 頁)，是沒有理由可以認作是獨立存在的。

當其在研究絲細菌生理學的時候，李斯克替自己訂下了一個任務，要首先獲得含鐵嘉氏鐵柄桿菌的純培養。根據他的意見，他已經成功地達到了這個目的。借以獲得這個結果的方法，是深深值得加以較詳細的敘述的，因為它本身使得我們可以對於這種鐵細菌的基本生理特性，有個十分清楚的概念；而這種概念是貫穿在李斯克以後的一切實驗中的。

把少量的細鐵絲放在盛有少量沙子和死樹葉 (來自發現嘉氏鐵柄桿菌的小溪流中的) 的容器中，再加入自來水。幾天之後，在鐵絲和葉子接觸的地方，即出現有嘉氏鐵柄桿菌的美麗的大集落。這種培養鐵細菌的方法，正如李斯克正確指出的，在某種程度內，很像維諾格拉得斯基 (1888) 為了同一目的頭一次所使用的那個方法：在李斯克實驗中，金屬鐵簡單地代替了氫氧化鐵；它充作形成氧化亞鐵的碳酸鹽的來源；而二氧化碳則是在有機殘余物——葉子分解的時候產生的。

稍晚李斯克成功地安排了在三角燒瓶中 (其中含有粗鐵屑和自來水，水中還加有少量的葉子抽出液以代替葉子) 培養嘉氏鐵柄桿菌的實驗。發現在液體中含有比較大量的葉子湯 (因此，液體呈顯鮮明的黃色) 的情況下，鐵細菌是完全不能發育的。

根據這些材料，同時也根據了自然界中的觀察 (在自然界中嘉氏鐵柄桿菌總是愛好十分清潔而沒有有機混合物的水的)，李斯克想到了用純無機溶液來培養這種鐵細菌。發現在這樣的培養基中 (其唯一的碳源可以是空氣中的二氧化碳和碳酸鹽類) 這種微生物發育得很好。由於無機培養基具有選擇性，所以雜菌是很少在其中出現的。

使用連續在無菌溶液中接種的方法，作者甚至沒有採用一般固体平面培养法，就能成功地把这些不期有的伴随者排除掉，最后，获得了的培养，根据作者的意見，是完全純的。

为了要相信自己的培养的純化程度，作者採用了兩個不同的方法。首先，直接在顯微鏡下观察染色标本。当时(1911)，嘉氏鐵柄桿菌的細胞尚沒有被發現，其螺旋狀纏繞的小莖被認為是它的活的線体。但是因为这些“線体”染起色来要比其他微生物細胞弱得多，所以李斯克認為，使用这个方法，很容易在标本中發現雜菌。因此他認為只要这些培养中完全沒有染色显明的細胞出現，就可以認為是純的了。

这第一个檢驗培养純化程度的方法，显然是完全不能令人滿意的。事实上，如果李斯克取材作顯微鏡观察的溶液中，真正有嘉氏鐵柄桿菌生長的話，那么其中就應該有这种微生物的活細胞。虽然說这些細胞和一切別的含有原生質的細菌細胞一样，染色得極好，可是它們被研究工作者忽略过去了。那么显然的，處於同一溶液中为量更少的雜菌細胞就更容易看不到了。

第二个檢查培养的純化程度的方法，乃是加少量的無菌蛋白胨溶液到被研究的培养中去。將其放在 25°C 的恆溫箱中八天，之后，进行顯微鏡檢查。除此之外，还把部分燒瓶內容物在加蛋白胨之前混以营养明膠，傾注成平板。因为嘉氏鐵柄桿菌是根本不在明膠上生長的，所以明膠平板上如有任何集落出現，即証明培养染污；反之，沒有生長，乃是它純化的証明。

一般腐生性微生物是可以在营养明膠上和蛋白胨溶液中生長的，想知道培养中有沒有一般腐生性微生物，用这个方法解决这样的問題是十分合式的。但是如果培养中是有雜菌的，只是它們和嘉氏鐵柄桿菌一样，並不能在有机培养基上生長，必須要有無機物質时才能發育时，那么李斯克所应用的第二个方法就毫不能檢查培养的純化程度了。比如所有的硝酸化細菌，以及某些可以行自生

性营养的鉄細菌都是嘉氏鉄柄桿菌可能的伴随者。

由此可見,根据李斯克著作中所引証的資料,並不能決定他所研究的是否是名符其实的純培养。我們覺得更可能的是,他的培养除了嘉氏鉄柄桿菌之外,还含有其他的鉄細菌,特別是行硝酸化作用的微生物。李斯克的無机溶液(其組成已經在上面談過了),恰恰含有大量为硝化細菌發育之所必需的硫酸銨和一切別的鹽类。此外,这种溶液中並沒有任何可以阻止硝酸化作用細菌發育的有机質,最后,其中还有金屬鉄和其氫氧化合物,可以中和所形成的酸类—— HNO_2 和 HNO_3 。換句話說,李斯克的無机溶液,具备有作为硝化細菌選擇性培养基所要求的一切条件。

可惜,李斯克完全忽略了在他的培养中,有硝酸化作用的可能性,並且甚至沒有作硝酸和亞硝酸的基本定性試驗。所以我們對於他那些最有意义和最重要的实验之中的某些实验,應該以一定程度的謹慎态度来加以对待。不过,李斯克研究工作結論的大部分,不管他所处理的是純种或者是混合培养,均保有其完善的意义。虽則在嘉氏鉄柄桿菌的培养中有别的鉄細菌之存在是可以影响於他所获得的結果的。

李斯克用以培养鉄細菌(嘉氏鉄柄桿菌)的無机溶液,具有如下的成分(克):

$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	1.5
KCl	0.05
MgSO_4	0.05
K_2HPO_4	0.05
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0.01
蒸餾水	1,000

把这种溶液分盛入三角燒瓶(容积大約 100 毫升)中,高約 2 厘米,而后以蒸气灭菌。把大粒軟鉄屑放在封閉得很好的試管中,單独在 160°C 干热灭菌箱中灭菌一小时,如果把無机溶液和鉄屑

一起进行灭菌,那么由於某种不知道的原因,溶液就变为完全不适合於鐵細菌的發育。

灭菌之后,把盛有溶液的三角燒瓶在玻璃罩下空气中放置三天,以使气体(氧和二氧化碳)滲透。而后在每个燒瓶中加入約0.05克的無菌鉄,接种以預先准备好了的培养。之后把三角燒瓶放置在玻璃罩下(其下空气含有約1%的二氧化碳)靜置於清涼之处。大約經過四天之后,就可以看出生長开始。容器之底,鉄屑表面以及瓶壁上都出現有嘉氏鉄柄桿菌——呈淺黃色絮花狀。

要能保証培养生長得好,需要使用低濃度的溶液(參看上面所引用的配方)。比較濃的溶液是会阻碍細菌的生長的。根据李斯克的資料,他的培养中已被溶解了的重碳酸鉄的含量,是不超过10毫克/升的。燒瓶不必一定放在富有二氧化碳的大气中。在尋常的大气中細菌發育得也同样好。

硝酸鹽可以用来作为氮源,但是用銨鹽將會得到更好的結果。联系到上面所援引的,關於可能有硝酸化作用的理由,可引以为惜的是,李斯克完全沒有把自己用硝酸鹽所作的實驗加以描述。

李斯克从嘉氏鉄柄桿菌必需鉄的問題下手,来研究其代謝作用的生理学。取40个帶有等量的,成分已經在上面說过了的無机溶液的三角燒瓶。分成兩組,一組20个加有無菌鉄,另一組20个不加。之后,所有40个燒瓶都接种以嘉氏鉄柄桿菌“純培养”。14天后加鉄的燒瓶中嘉氏鉄柄桿菌生長茂盛;不加者毫無生長。

这些實驗中所用的溶液,用蒸餾水或是用萊比錫地方自来 waters 来配制都行。这些最新的試驗排斥了反对意見,这种意見認為鉄細菌之所以在沒有鉄屑时不能發育,仅仅只因为即使是最少量的鉄(無例外地为一切实生活有机体执行其正常的生命活动所必需的)也不能获得的原故。

其次还进行了用別的金屬代替鉄的嘗試。安排了許多用錫,鉛,鉍,鎢,鋅,鎳,鈷,鎢,鉻,鎂和銅作的試驗。仅仅只在帶有鎢的

溶液中可以發現有些嘉氏鐵柄桿菌集落發育。但是最近的研究証明，用以作實驗的鎢中含有鐵的混合物。

鑒於早先記載的用絲細菌作的實驗，這樣一個問題便很令人感到興趣：即嘉氏鐵柄桿菌能不能氧化氧化亞錳？發現在用碳酸錳來代替鐵的時候，這種鐵細菌的培养中看不到有任何生長。因此，很有可能嘉氏鐵柄桿菌是屬於維諾格拉得斯基（1922）所認為是狹義的鐵細菌組的微生物的。

除了金屬鐵之外，李斯克在自己實驗中還使用過重碳酸鐵溶液（重碳酸鐵溶液是把二氧化碳氣通進帶有少量已被還原了的金屬鐵的水中而獲得的）。這種溶液大約含有 0.01% 的重碳酸亞鐵。加入其他的鹽類之後，嘉氏鐵柄桿菌開始在其中很好地發育，不過生長很快地就停止了。在代以新鮮溶液之後，細菌繼續生長。這些實驗是和當時維諾格拉得斯基（1888）用厚鞘絲細菌安排的那些實驗完全相同的。在這種情況下嘉氏鐵柄桿菌生長之得以進行，顯然只是靠着重碳酸鐵的氧化所釋放出來的能。

李斯克以後的一些實驗足以回答這個問題：除了重碳酸鹽之外，嘉氏鐵柄桿菌能不能利用別的鐵鹽？培养被換以 0.01% 氯化鐵和 0.01% 硫酸鐵。用特殊的裝置逐日更換瓶中的溶液。這些溶液中看不到有任何生長，而用重碳酸亞鐵的對照實驗中，則可以發現嘉氏鐵柄桿菌的旺盛發育。

因為這兩種鹽（氯化鐵和硫酸鐵）在水溶液中是要部分水解以形成游离的酸類的，所以可以假定，細菌的生長純系被酸類的離子所抑制了。因此又安排了新的實驗——所用溶液除了含有氯化鐵或硫酸鐵之外，尚含有一定量的重碳酸鐵。在這些混合溶液中嘉氏鐵柄桿菌就生長得很好了。

李斯克認為，可以根據這一切實驗得出結論，無論是氯化鐵或是硫酸鐵都不能在和嘉氏鐵柄桿菌生長分不開的生理作用中代替硫酸鐵。關於氯化鐵，李斯克所取得的結果是可以預測到的。至

於硫酸鐵，那么李斯克根据用这种鹽作的实验所作出的結論大概是不对的。它們是和阿德勒尔(Adler, 1931)較晚的观察相矛盾的。

阿德勒尔研究了關於嘉氏鐵柄桿菌“幼芽”在各种缺乏鐵的矿質水中分佈的問題。为了要發現有这种微生物富有生活能力的細胞的存在，作者加1毫升的1%硫酸鐵溶液到500毫升的供研究的水中去，並且把这种溶液（盛在塞紧的瓶中）放在室温下（18—20°C），避免明亮的光線。几天（2—6天）之后，容器之底出現了相当大的松軟的灰色絮花，較晚轉变为赭黃色。显微鏡檢查这些絮花，总可以發現它們是由典型的，有时很長而且作螺旋狀纏繞的嘉氏鐵柄桿菌小莖所組成的。

但是为了要引起嘉氏鐵柄桿菌的發育，單純的加硫酸鐵入水中並不是随时都是足够的。如果被研究的水是呈鹼性反应的，那么鐵在加入水中之后，很快地即从溶液中消失，嘉氏鐵柄桿菌的集落即来不及在其中發育了。在这些情况下，阿德勒尔应用了使水預先酸化的办法（借助於含鐵，甲酸或酸性湿腐植質土抽取液的古敏酸制剂）。在有这些物質存在的时候，鐵即不从溶液中消失，因此如果水中含有富有生命活动能力的嘉氏鐵柄桿菌細胞的話，那么它們就可以發育，以形成相当巨大的集落。

阿德勒尔根据这些实验得出結論，硫酸鐵是“嘉氏鐵柄桿菌發育的强有力的活化剂”。不过作者拒絕推論，在他的培养中氧化亞鐵之氧化成氧化物的作用乃是这种微生物能量的来源，虽然这种推論自然而然地就得出来了。

李斯克为了要說明嘉氏鐵柄桿菌的生命活动，必需有氧气和二氧化碳，又安排了一些特殊的实验。为了这个目的，培养或者是被放在不含有氧气只含有混有1%二氧化碳的純氫气所組成的大气中，或者是被放在排除了全部二氧化碳的空气中。这些情况下沒有一种情况可以發現有鐵細菌的發育。

至此,所有已被提到了的李斯克實驗,使人們對於嘉氏鐵柄桿菌是可以依靠無機鹽的二氧化碳以行自營性生活,及其从氧化亞鐵的氧化作用中获取其所必須的能量的問題几乎沒有怀疑的余地。反对这种推論的意見可能只有一个:實驗室空气中所經常含有的,呈微塵狀和气态的微量有机化合物雜質,不能作为这种微生物的碳源嗎?

李斯克描写了很多的試驗,在这些試驗中只讓小心地除去了其中所具有的全部有机雜質的空气进入培养之中。發現在这些条件下,嘉氏鐵柄桿菌的生長进行得十分正常。把盛有同一無机溶液的三角燒瓶置於帶有已被清洗过了的空气的玻璃罩下,用一束普通青霉菌(*Penicillium glaucum*)的菌絲体和嘉氏鐵柄桿菌一道加以接种,作为对照。並不能發現这些霉菌的任何生長。但是剛一加少量的葡萄糖入無机溶液中,生長立即开始。“因此絲毫不容置疑——李斯克說——碳,嘉氏鐵柄桿菌建筑細胞之所必須的碳,是从無机物質——从二氧化碳来的。”

为了要对吸收二氧化碳的强度有一定的概念,李斯克分析了有机物質中碳素的含量,有机質是在三星期內在 125 毫升無机溶液中形成的,这 125 毫升的溶液是分盛在 5 个各容 25 毫升的三角瓶中的,並且都接种有嘉氏鐵柄桿菌的培养。加至溶液中的無菌鐵屑,5 个燒瓶中总重是 0.2175 克。在所有的培养中,細菌發育得都很好。三星期之后,所有 5 个瓶中的內容物都被倒在白金杯中,置真空干燥器干燥至重量不变。已經获得的干物質重 0.4965 克进行分析。燒灼时耗損計 0.0213 克。在这之后还要扣除含在鐵和碳酸鹽中的碳的数量,發現在實驗期中所形成的全部有机物質之量共計 19 毫克,也就是說大約每个燒瓶中 4 毫克。化学元素分析結果确証其中含有 42.63% 氢, 16.01% 碳和 41.36% 氧、氮和硫。

由此可見,細菌从空气中的二氧化碳吸收来的碳量,在李斯克的實驗中,是每 125 毫升的溶液中吸收 3.2 毫克——此量和維諾

格拉得斯基用硝酸化作用細菌所作的相当的实验所得者，大約是相等的。

可惜，關於这些定量結果李斯克决不能有把握地說，它們所表現出来的吸收二氧化碳的强度，正是嘉氏鐵柄桿菌培养所具有的。正如已經指出的，極有可能，李斯克实验中的培养是含有其他無机营养性微生物的混合体的。因而，可能有部分的碳被鐵細菌的外来伴随者吸收去了。

李斯克后来的实验所期望达到的目的，就是要弄清楚嘉氏鐵柄桿菌屬不屬於严格自生性微生物，或者它是和厚鞘絲細菌一样，能以吸收有机物質。为了解决这个問題，就在含有嘉氏鐵柄桿菌所必須的無机鹽类的溶液中，加入0.3, 1和5%的蛋白胨或3—5%的蔗糖。發現，在有这些有机物質的时候，嘉氏鐵柄桿菌的純培养虽極少量的生長也沒有。在溶液中只含有0.01%有机物質时，生長即大大地緩慢了。加0.25%的蛋白胨或蔗糖，以及加0.35%的天門冬素，生長即完全停止。

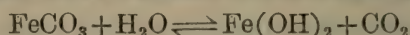
由此可見，那些不只是腐生微生物的，而且也是兼性-無机营养性微生物的最好碳源的有机物質，是完全不利於嘉氏鐵柄桿菌的营养的。不但如此，上面所列举的有机物質还对於这些鐵細菌的原生質有毒害作用，即使是在很弱的濃度中也能显著地妨碍到它們的生長。

一望而知嘉氏鐵柄桿菌和亞硝化細菌 (*Nitrosomonas*) 在对有机物質的关系上是相同的。比如，葡萄糖在濃度为0.025%时即妨碍到亞硝化細菌的生長，濃度增至0.2%时即可使生長完全停止。相应濃度的蛋白胨具有恰恰同样的作用，而对於天門冬素則为0.05和0.3%。所有这些数量是很近似於李斯克用嘉氏鐵柄桿菌作实验时所得到的結果的。

李斯克同时还注意到，他所研究的鐵細菌累积鐵的原因的問題。他使用了許多特殊的实验断定，某些凝膠体(比如，用甲醛水

处理过了的明膠)可以吸收大量的各种鉄鹽,但是达到了一定的飽和限度之后,这种作用就不再进行了。同时凝膠体的体积始終是不增加的。而在鉄細菌方面,鉄之沉淀总是伴有皮鞘之逐漸增大。由此,作者作出了結論道:用純机械的原因是决不能說明鉄細菌的鉄的累积的,鉄的累积作用是和它們的細胞生命活动分不开的。

李斯克还引用下列的觀察来証实这种結論。如果在有嘉氏鉄柄桿菌培养的無机溶液中,加入相当少量的鉄,並且設法使液体(尽可能的)經常含有过量的二氧化碳,那么在这些情况下,附帶有氫氧化鉄之从溶液中下沉的,鉄的純化学氧化作用即完全为空气中的氧气所阻止。按照質量作用定律,这种现象可能是因为在有过量的二氧化碳存在时,可逆性的水解反应的平衡式:



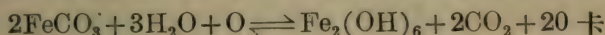
移向形成 FeCO_3 的方向。但是因为空气中的氧气不是直接和鉄的重碳酸鹽化合,而是和氫氧化亞鉄—— $\text{Fe}(\text{OH})_2$ 化合。所以,很显然,在有充分高濃度的二氧化碳存在时,氧化性作用應該进行的很慢。但是鉄細菌在这些溶液中却仍以一般的速度分泌氫氧化鉄。李斯克正确的指出,他的資料和早先所描述的維諾格拉得斯基(1888)實驗中的一个實驗結果是完全相同的。

20 年之后,哈列瓦尔遜(Halvorson)又回到李斯克所提出的,關於鉄溶液(含有游离二氧化碳的)中的化学平衡問題,以及關於鉄細菌(作为引起天然水中鉄的氫氧化合物沉淀的因素)的作用問題上来了(同样参閱斯达尔基和哈列瓦尔遜 Starkey and Halvorson, 1931)。这位作者得出了結論,鉄細菌的活动只在利於鉄的純化学氧化作用的条件下才能表現出来。因此在鉄的轉化中,它們的作用並不如通常想像的那么偉大。

但是这个結論不只是和已記載了的李斯克的實驗相矛盾,並且也是和在自然界中的直接觀察不相符合的。在鉄細菌繁殖茂盛的貯水池中,鉄的自發性化学氧化和沉淀所負的任务是很不关重

要的，而相反的，在氫氧化鉄的非生物性沉淀大量形成的水中，常常是不含有鉄細菌的。

李斯克在其著作的最后一章中，以力能学的观点来研討 FeCO_3 的氧化作用。这个作用可以用下列綜合方程式表示之：



可見，这个反应是伴随有能量的释放的，每氧化一克亞鉄碳酸鹽可以發生 125 克卡的能量。借助於这种能量，嘉氏鉄柄桿菌細胞內进行着一切为分解二氧化碳和合成有机質所必須的工作。这个作用中所放出的能量，比別的有关自养性微生物生命活动的氧化性作用所放出的能量要小得多。比如在硝酸化作用时，其第一阶段（从銨鹽形成亞硝酸鹽）所放出的能量就比 FeCO_3 的氧化所放出的能量大八倍，而第二阶段（形成硝酸鹽）則約大 2 倍。与此相应的是微生物为了吸收一定量的二氧化碳，要消耗比硝酸化作用微生物多得多的呼吸材料¹⁾。

李斯克的闡明嘉氏鉄柄桿菌营养和呼吸的最主要的研究結果就是如此。据我們所知，它自始至終就是維諾格拉得斯基在其 1888 年和最近關於細菌化学合成的著作中所表示的概念的証实和發揚。我們同样也可以看出，这个研究並不是完全沒有重要缺點的。因此就維諾格拉得斯基和李斯克所拟定了的方向，繼續深入研究自生性鉄細菌的生理学，應該認為是現代微生物学中的当前任务之一。

李斯克时常用以論述自己实验結果的解釋，也是他的著作弱的一面，因为它們經常和他的具体实验材料显著地相抵触。作者在關於鉄在嘉氏鉄柄桿菌累积的原因和生理学意义的問題上，所

1) 根据斯达尔基 (1945) 計算，自生性鉄細菌每氧化 55.8 克呈碳酸鹽状态的鉄，應該产生 106.8 克鉄的氫氧化合物和 0.209 克的細胞有机物質。可見細菌所分泌的氫氧化合物的重量，和依靠 FeO 的氧化所释放的能量而形成的細胞重量之比，應該是大約等於 500:1。

持的見解可以作為例証。正如上面已經提起過的，李斯克根據自己的實驗，得出了結論道：這個過程是和細菌的生命活動密不可分的。但是接着他就作出了如下的意外的註解：“但是，暫時說來，這是怎麼樣的一種聯系是很難說的。鐵細菌是為了要得到某種利益而累積鐵呢(sic! —— 尼古拉·格利哥銳維契)，或者只是一種代謝作用的某種產物的分泌作用[鹼性分泌物，氧氣(?! —— 尼古拉·格利哥銳維契)等]所引起的從生現象呢，根據所記載的觀察是決不會解決的。”(120頁)

在另一個地方(124頁)李斯克又發表意見道，嘉氏鐵柄桿菌細胞分泌鹼性代謝產物，如在某些水生植物方面所看到的一樣，“它們借助於分泌鹼的辦法以分解碳酸鈣，同化游离的二氧化碳”。無需解釋，鹼的分泌無論如何也不會是碳酸鹽釋放二氧化碳的原因，“作者其次寫道，在螺柄細菌方面，這些作用是在細胞內進行呢，或是在其外，在其周圍的膜內進行，沒有進一步的研究，是決不會解決的。我認為，這些作用並不一定要在細胞內進行，即使它們是間接地促進化學合成。”

作者怎樣把所有這些紊亂而不正確的見解，和從他的具體實驗所得出的普遍而清楚的結論協調了起來，是很難理解的。顯然，李斯克在解決很多重要問題時，表現出的躊躇和動搖是被兩個原因所決定的。首先是關於嘉氏鐵柄桿菌形態學的概念，錯誤而不明確。如果當時(1911)已經牢固地肯定了，長期被認為是該微生物活線體的結構，事實上只是代謝的形成產物，其內絲毫沒有生命，那麼上面所引用的李斯克的見解和推論之中，有些自然而然地就不能成立了。第二，莫立施見解的影響在他的著作中是顯而易見的。李斯克從他的著作中，採用了關於分泌鹼性產物的假定，採用了 FeO 可能是在細胞外行生理氧化作用的假定等。這些作法——把莫立施的見解和與其矛盾的具體實驗結果調合了起來——乃是把特殊的正確貢獻，獻給了公認的權威，這乃是一種在科學史

中常常有的現象，直到現在有时仍然成为阻碍我們知識有效發展的因素。

三. 論鐵細菌的研究法

在这一章的以上各节中我們已經認識了一些說明兩種鐵細菌生理学的最主要的研究成果：嘉氏鐵柄桿菌——是鐵細菌中最有意义的自生性营养組的代表——和厚鞘絲細菌，應該是屬於兼性营养性組的（兼性营养組細菌之中显然还包括一些別的菌种）。

在研究微生物生理学的时候，關於研究方法問題有着重大的意义。从巴斯德和柯赫（Koch）拟定了获取純培养方法的时候开始，要弄清楚某一菌种的生理学性質，就必须拥有按古典方法分离出来的該菌的純培养。这是一个基本上完全正确的原則，但是往往被当作是教条了。任何脫离它的偏向，常被認為是一个足够的根据，用以对在其他方面本来是無可指責的研究成果，給予否定性的評價。

正如我們所知道的，維諾格拉得斯基（1888）在自己研究鐵細菌的實驗中，並沒有使用現代所謂的純培养。因此后来这些實驗的結果被宣告成是不符合要求的，不符合於自从比較完善的微生物学方法被拟定以后（莫立施 1910a；李斯克 1919），向类似的研究工作所应当提出的要求。維諾格拉得斯基反对这种見解，認為：“在这种情况下确信純培养是唯一可求救的力量，將被認為是很夸大的。細菌学中，任何方法都只是达到一定目标的工具，哪一种方法，使用純培养也不能例外，也都不可能作为对付錯誤的万灵藥膏，我們所感到兴趣的这一个問題的历史恰恰就是个最好的例子。任何的学究气派在我們這門如此年輕的学科中，只能是自由研究的障碍……。”

其实，只要使用高度選擇性的培养基（几几乎所有杂菌都不能在其上發育），即使不用純培养，很多生理学上的問題也都可以解

決了。李斯克本人的著作(1911)就可以作為例証。他在自己的實驗中所用的培養,並不是用一般接種在固體培養基上的方法分離出來的,而是簡單的由一個液體培養基中連續移種至另一個完全相同的液體培養基中而獲得的。不錯,李斯克確信,他用這個方法成功地分離到了真正的純培養,但是,正如上面所指出的,他用以檢查培養的純化程度的方法,並不能達到目的。因而他的培養並不能被認為是名符其實的純的:它們只是“純化過的”。雖然如此,李斯克却也成功地獲得了許多重大的成就,從而為研究嘉氏鐵柄桿菌生理學帶來了啓示。

另一方面,同一作者由於對純培養估價過高,由於意圖在一切情況下都能準確地執行所有細菌學方法論的法則,結果在自己用純無機溶液中的絲細菌培養作實驗的時候,遭受到一系列的失敗。比如,為了要保存自己的培養,使呈無可指責的純度,他充分地把培養溶液加以滅菌,而在这之後顯著地改變了溶液的化學組成。根據同一原故,李斯克又不能把培養基中的呼吸物質(MnCO_3)的濃度維持在原有的水平上——用新鮮的溶液來代替用過的溶液。在對培養的純化程度的問題上較少有學究氣派的時候(由於培養基的高度選擇性能,這是完全可以允許的),就能很容易地克服許多困難,以獲得清楚得多的結果。

這裡所談到的問題是具有比較普遍的原則性意義的。未必需要解釋,在工作中用唯一的一個方法(雖然它的有效性已經重複試驗證明了),把自己限制住了,是多麼的不合理。選擇方法首先必須以研究對象的特性為指南。有時甚至應該偏重使用比較簡單的,研究得較少的方法。在某些情況下,因為某種原故一般方法不適用時候,比如剛剛說到的例子,使用比較簡單的,研究得較少的方法,就成為必要的了。除此之外,還不能忽視,有些研究方法由於它們的原始性和未被探討性,往往在其萌發期中就喪失了那種未來成為新的有價值方法的基础。但是為了使這些方法能充分

發揮其作用,就必須在解决最复杂問題的时候,儘可能頻繁的使用相适应的方法。

維諾格拉得斯基所建議的显微培养法,甚至像他最初所佈置的那樣,也可作为肉眼培养法有价值的补充。其主要的优点,維諾格拉得斯基本人(1922)已經指出过了,在於可以在長時間內观察同一个或是同一組的細胞,並且可以准确的記錄該細胞中所發生的一切变化。“这里和那里出現有杂菌或有纖毛虫游动的情况,就和那种在栽培植物苗床上的偶而遇到的任何外来杂草和寄生物一样,很少影响到观察。”

显微培养的不可代替性,特別是在研究微生物的形态和發育史的时候,自然而然地就清楚了。而在解决許多生理学問題的时候,它們也能起很大的作用,使我們能以看出肉眼观察时容易滑过的,甚至完全不可观察到的現象。

維諾格拉得斯基(1922)在这方面引用了一个大可以注意的例子。上面已經提到过了,李斯克不能說明,嘉氏鉄柄桿菌分泌氫氧化鉄的作用是怎样进行的。於是就在他的關於这个作用的生理学概念上,引起了很大的混乱。其实,“只要作者能稍加注意於,一般來說具有重大意义的,而且在这种情况下,是完全必須的,虽然按着較老的方法去做(維諾格拉得斯基,1888),它並不算是純的显微培养,那么就容易避免这个缺点。”后来研究嘉氏鉄柄桿菌的历史証明,在这个問題上維諾格拉得斯基是完全正确的:他所提出的缺点(霍洛得尼,1924a),是可以利用一种方法来弥补的,事实上这个方法不是别的而是显微培养的一些改良方法。

这样一来,我們可以看出,显微培养,即使是像維諾格拉得斯基所使用的那樣,也会給予每个細菌学家进行研究时以重要的帮助。極其可能的是,今后在經過必要的改进之后,这个方法在微生物学中將發揮更重要得多的作用。目前我們暂时所处的时代,仍然是在微生物学技术中应用比較晚的肉眼培养在微生物技术学中独

佔統治地位的时代。这是和在化学中仍然是大量化学研究法佔优势分不开的。但是,微量化学研究法逐日获得了更重要的意义,它們逐漸地傳播在生理学中,时至今日,它們在解决很多生理学上和生物化学上的問題时,是有着不可估計的价值。这些方法的使用範圍随着它們的改进而日漸扩大。我們可以看出,在生理学中作各种極不同的研究时,十分頻繁地利用單个細胞作实验的对象。細菌学的研究法也向着同一方向發展。不應該忘記,这个領域中的基础,是我們的同胞維諾格拉得斯基在其闡述硫黃細菌和鐵細菌的經典著作中所安排下来的。

四. 論鐵細菌的皮鞘和与皮鞘类似的其他結構之發生

仔細地翻閱一下鐵細菌生理学方面的著作,不难看出,作者們总是認為,關於鐵之在这些微生物細胞旁边累积的原因的問題,具有重大的意义。孔恩(Cohn, 1879)和左甫夫(1882)即已詳細地說到这种現象了。維諾格拉得斯基(1888)也把自己著作的很大一部分用来講解這個問題。最后,莫立施(1892),正如已經提到过了的,發表了这样的見解:研究鐵細菌时,最有意义的就是“膠質皮鞘吸收鐵化合物的令人惊奇的能力”。因为無疑地有很多鐵細菌生理学上的重要問題,都是和所指的這個問題密不可分的,所以要對於它的現狀有个比較明确的概念,就必須再一次地展开對它的討論。

大家都知道,在形态学方面,多孢鐵細菌被研究得早於一切其他的鐵細菌(孔恩,1879)。这种細菌具有很明显的皮鞘,开始时薄而無色,然后逐漸变粗大,並因有氧化鐵沉淀而染成黃色。稍晚一些时候,維諾格拉得斯基(1888)和莫立施(1892)注意到了另一种線狀鐵細菌——厚鞘絲細菌。發現这种細菌的線体,在用鹽酸处理之后,遺留下来的是相当厚的皮鞘,是由無色膠态物質所組成的。把这个事实和孔恩對於多孢鐵細菌的研究加以比較,自然而

然的就可以得出結論，在厚鞘絲細菌 (*L. crassa*) 方面，氫氧化鐵也是沉淀在皮鞘物質之內，使之呈赭黃色或銹褐色。事實上維諾格拉得斯基(1888)一开始就用自己的論文指出，“皮鞘的顏色是由氧化鐵的化合物來決定的，氧化鐵的化合物在其膠質物中沉淀豐富，分佈均勻。”莫立施、李斯克以及所有其他從事於鐵細菌研究工作的微生物學家都抱有同樣的見解。但是對於維諾格拉得斯基的反對者，這種見解就成為一種論據，以反對他在這些微生物生理學上的觀點。

其實，熟悉了各種鐵細菌和闡述鐵細菌的文獻時，就不難相信，這個通行的概念，乃是憑借於上述對於多孢鐵細菌的觀察的。

同時可以找到很多和它相抵觸的事實。

首先讓我們來看一下在這方面研究得最好的鐵細菌——厚鞘絲細菌。大家都知道，這種細菌的線體是由許多圓柱形細胞組成的，細胞外披有皮鞘，開始時薄而無色，然後逐漸變粗大並且獲得了鐵銹色。通常認為，這些逐漸的變化乃是氫氧化鐵滲透入有機膠質層中的結果（這種細菌的皮鞘起初是由這種有機膠質所組成的）：氫氧化鐵均勻分散於其中，宛如把有機基質的微粒分開了的一樣，因此老而變粗大得很厲害的皮鞘中，有機質之含量仍然不易察覺出來。

人們可以提出一些反對這種一般的概念的意見，第一，厚鞘絲細菌的皮鞘除了氫氧化鐵之外，尚含有某些有機物質，這種推測具有純假設性的性質。誠然，這些皮鞘在用稀鹽酸處理之後，並不完全消失，有時甚至保存了原有的形態，但是關於這種殘余物的化學組成，我們則什麼也不知道。如果假定，它是由某些有機物質組成的，那麼關於其起源，可能有三種不同的推測：（1）它是隨着氫氧化鐵一道被細胞分泌出來的。（2）它們是從其外圍的溶液中滲透入皮鞘之內的。（3）這兩個作用是同時進行的。從普通生物學觀點看來，第一個推測的可能性是很少的：難於設想白白地浪費掉這

样大量的有机質以形成保衛性的、細胞很快地就要完全把它拋棄的皮鞘。第二个推測是比較可能的，它和直接觀察所得資料更相符合。

在說明厚鞘絲細菌形态学的一节中已經指出，在这种細菌的皮鞘之內，經常可以識別出一層比較堅實的，直接和細胞，或者和細胞所在的圓柱形腔道毗鄰的內層來。我們認為這層較堅實的內層乃是細菌線体的真正皮鞘。

觀察自然界中活的厚鞘絲細菌，有时可以看到一些类型，頗似圖 35 的写真。在这个圖上，我們看到部分的細菌線体，从肥厚的老皮鞘破碎处向外突出。起初研究工作者們覺得這些線体是完全赤裸的，显微培养中，可从其最初阶段开始，追循皮鞘之全部形成过程。在高度放大的条件下，不难相信，氫氧化鐵沉淀在線体的薄而“原有的”皮鞘表面，开始时在这里呈極細小的顆粒，而后逐漸膠合以形成可以作为厚鞘絲細菌特征的松軟的顆粒团塊。

由此可見，直接觀察維諾格拉得斯基和莫立施所研究的古典对象就足以証明，關於這些鐵細菌的皮鞘發生的公認概念大約还是不符合实际情况的。

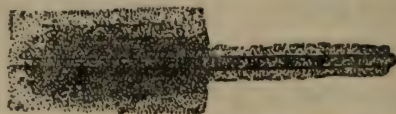


圖 35 厚鞘絲細菌。放大約 2,000 倍。

赭色絲細菌的情況並不比較好些。对这种細菌，决不能區別出有，由膠态有机物質組成的內皮鞘來，也許是因為它特別薄的原故。赭色絲細菌的較厚的圓柱形小管是形成於細菌線体的表面的（看圖1—4），从一开始起就只是由氧化鐵的化合物組成的，在鹽酸中可以完全溶解。虽然如此，但是在这种情况下，鐵沉淀过程和皮鞘之形成过程恰恰是和厚鞘絲細菌一样。同时年輕而較薄的皮鞘的無色性，往往認為是一種証据，証明其中並無氫氧化鐵之存

在。正如早已指出了的,这样的結論是完全錯誤的。有时赭色絲細菌老皮鞘橫徑達 $2.5-3\mu$, 顯微鏡下看來似乎只呈淺黃色。但是用 $K_4Fe(CN)_6 + HCl$ 處理這些完全沒有、或是幾乎沒有顏色的皮鞘,就足以確信它們是由氧化鐵的化合物所組成的。它們在鹽酸中的完全溶解性證明了沒有任何有機基質的存在。

纖維叢絲細菌的特殊皮鞘可以完全溶解在鹽酸中。只有在旋轉絲細菌方面所看到的是另一種情況。旋轉絲細菌其氫氧化鐵無疑地是沉淀在由有機物質組成的膠質皮鞘中的。但是這種細菌是屬於過渡類型的,更近於藍綠藻,而不太近於典型的線狀細菌。

雖然這一切觀察和見解,是足夠清楚地反對一般關於鐵質皮鞘發生的概念的,畢竟它們還是有某些值得懷疑的地方的,這裡所指的是線狀鐵細菌。

轉而論到嘉氏鐵柄桿菌屬中的普通鐵細菌,我們獲得了更加令人信服的證據,證明已經敘述了的概念是不正確的。在這些細菌方面,既沒有皮鞘,也沒有類似皮鞘的,可以假定其中有有機基質存在的莢膜。毫無疑問,呈膠態氫氧化鐵狀態的氧化產物實際上是由細胞本身所分泌出來的,並且沉淀在細胞膜的表面,構成作為這些鐵細菌特征的小帶、線體和小瓣。所有這些結構一開始就呈顯著的 Fe_2O_3 反應,並且在鹽酸中立即完全溶解。因此要假定它們的成分中,除了氫氧化鐵之外,尚含有其他某些分量可以察覺出來的無機或有機化合物,是沒有任何根據的。

這樣一來,我們可以得出結論,那種對於鐵化合物的“吸引力量”(Anziehungskraft)(莫立施認為是皮鞘膠態物質所具有的),在鐵之在鐵細菌細胞表面累積過程中,並沒有任何作用。可見,這些微生物的主要特性,並不在於其皮鞘和別類似結構具有能夠保持和結合鐵的氫造的能力,而在於它們的活細胞的氧化性生物化學活動(維諾格拉得斯基首先指出過了)。

如果說莫立施本人力圖從物理-化學觀點來尽可能地為自己

的見解找根據的話，那麼在他的信徒之中有些是很不夠慎重的，他們在自己的結論中過於冒進了。比如愛立斯(1907)就表示，認為趨化性乃是上面提到過的皮鞘對於鐵的“吸引力量”的基礎，其區別於一般類型的趨化性的地方只在於，細菌在這種情況下所起的作用，不是被吸引而是吸引別人。根據這位研究工作者的意見，氫氧化鐵的膠態微粒，在趨化性刺激下向着細菌細胞移動！這就確然和把愛與憎，看成是在化學反應中指導分子與原子接近與分散的動力的古老唯心觀念，沒有什麼差異了。

*

*

*

*

如果鐵的氧化性化合物是在鐵細菌細胞之內形成的，但是呈氫氧化物狀態堆積在它們的表面上的，那麼，顯然，它們應該通過原生質、細胞膜，如果具有鞘的話還通過皮鞘以向外滲透。從此得出結論，這些化合物起初應該是可溶性的。維諾格拉得斯基(1888)發表意見道：“氧化作用之後首先在細胞內形成的是氧化鐵的中性鹽和某種有機酸，並且在分泌之後，這種鹽逐漸變成較鹼性，終於轉變為幾幾乎是純的氫氧化鐵。”從關於鐵細菌營養的現代觀點看來，這種推測應該認為是不能同意的，特別是對於自營性鐵細菌：難予設想這樣大量的，由化學合成作用獲得的有機物質就白白浪費掉了。很自然的會設想到，鐵細菌是專門分泌無機鐵化合物的，也就是它的氫氧化物——呈膠態溶液——水溶膠。這種物質從細胞進至外面的富有電解質的溶液中，就立即凝聚。形成水凝膠，就可以在顯微鏡下看出，呈一種染成相當鮮艷的黃色沉淀狀態了。鐵細菌用這種純無機物質以建造其皮鞘，小莖，莢膜和類似的結構。如果在這些結構之中，間或含有少量的有機混合物的話，那麼它們的發生想必主要是和吸附現象分不開的。

毫無疑問，細胞所分泌的鐵質水凝膠中，逐漸地進行着各種不同的，既影響到它們的化學組成，也影響到它的膠體狀態的變化。大家都知道，膠體之隨年齡變化是個十分普通的現象。它們可以

影响到膠体的形态,体积,色澤,机械性能,溶解度以及其他的物理的和化学的特性。类似的情况在鉄細菌的皮鞘和小莖中也是有的。在皮鞘和小莖中进行的逐渐的变化,極大多数情况下,已經和形成它們的細胞的生命活动没有什么联系了。

很容易观察赭色絲細菌的皮鞘体积增加的情况。这种細菌的鉄質小管(細菌線体所分泌的),开始时总是具有薄壁,逐漸的但是是很快的变粗大。这种現象在 *L. trichogenes* 方面观察起来就要更加清楚了。这种鉄細菌的,剛剛被細菌線体所遺留下来的皮鞘,是由厚度不逾 $0.2-0.3\mu$ 的細毛所組成的。若干時間后,同一細毛的厚度可达約 1μ 。關於嘉氏鉄柄桿菌的小莖,我們已經提到过了,它們逐漸地不只变厚而且加長了。显然所有線狀鉄細菌的皮鞘都是要加長的,不过观察出这种現象是很困难的。

鉄細菌小莖和皮鞘体积的增加,看来大体上是和膨脹分不开的,但是局部地也決定於其質团的改变——由於从周圍溶液中吸附性的吸收某些物質的結果。老皮鞘和小莖的比較强的黄色,比較高的折光性的指数,以及在其表面上出現疣瘤突起(由氫氧化鉄組成的,当时愛立斯把它当作是集落)等都証明进行着随年齡增長的变化。

皮鞘溶解性的逐漸減低,維諾格拉得斯基和其他作者們已經發現了。根据維諾格拉得斯基和莫立施的意見,氫氧化鉄在剛被鉄細菌細胞分泌之后不久,是部分溶解的,甚至在有二氧化碳影响它的时候也是这样。想必在这情况下,进行有所謂膠溶作用,就是在酸的氫离子影响下,水凝膠又轉化成水溶膠。較老皮鞘中的氫氧化鉄是不溶解的,甚至是在用稀鹽酸处理的时候也不溶解。更晚一些时候,結晶現象开始[沙尔勒尔 (Schorler, 1906) 已經注意到了这种結晶現象],並伴随有溶解度的繼續減低。

鉄質水溶膠(鉄細菌細胞所分泌的)的凝聚作用,是在細胞表面直接进行的,所以一看就很明显,从溶液中脫落下的水凝膠微粒

也就在这里沉淀下来,形成皮鞘,小莖和莢膜。但是为了要使这些微粒不立刻被水洗去和帶走,为了要它們能以在細胞表面逐漸累积,那就必須要有某些力量在細胞和膠态凝聚剂的微粒(微膠粒)之間起作用。而要能这样,單單由水凝膠微粒簡單地粘着細胞膜就够了呢,或者是細胞表面和沉在細胞上的膠态微粒,所具备的均匀电荷也在这里起一定作用,我們就不知道了。無論如何,分泌氫氧化鐵的細胞,並不能把它保持在自己的表面,这种相結合的条件还是有可能發生的。存在有这样的鉄細菌是極其可能的。比如多孢鉄細菌就可能屬於这类微生物。这种微生物之別於其他線狀細菌在於自己的皮鞘比較薄,而且沒有顏色。只在很老的線体上間或可以發現鉄的沉淀,並引起皮鞘變粗大。因此,这种細菌的細胞很少遭受到代謝上的困难,而能以長远地不拋棄自己的皮鞘。

鉄細菌線体的增長,即使是在其所處的水中只含有極其微量的有机質,也是十分快的。而打算將其培养在含有有机化合物的人工培养基上的企圖並沒有成功(莫立施 1910a)。因而,有理由把鉄細菌(*Crenothrix*)算作是典型的鉄細菌。但如果如此,那么要問,其氧化性活动的产物——氫氧化鐵放到什么地方去了呢?自然地就会推測到,它流暢地分泌到周圍的水中去了。有利於这种推測的,特別是这样的情况,就是在稠密的多孢鉄細菌叢中,線体之間,有时可以看到有大量的,氫氧化鐵的無定形沉淀(其形成显然是和这些線体生命活动分不开的)。

这些推測的實驗学驗證是極其之需要的,用不含有有机雜質的,流动緩慢的鉄質水进行显微培养,就不难把它加以实现。

* * * *

正如緒論中所已經提到过的,根据維諾格拉得斯基(1888)的意見,鉄細菌之氧化氧化亞鉄是在細胞原生質中进行的。莫立施起初斷言(1892),細胞之內是永远也找不到鉄的。他甚至把这个事实提出来,作为反对維諾格拉得斯基見解的决定性論据。后来

莫立施放棄了自己原有的斷言，並在自己的另一個著作(1910a)中指出，用5%鹽酸和2% $K_4Fe(CN)_6$ 加以處理，則不只皮鞘，而且絲細菌的細胞都將染成深藍色。由於這個原故他不得不承認，氧化亞鐵是向鐵細菌細胞之內(莫立施，1910a, 49 頁)滲透的。從這個觀察出發，自然地就可以得出結論，氧化亞鐵的氧化可能是在原生質內進行的。但是莫立施却照舊繼續堅持那種見解，即在鐵細菌方面，只有鐵細菌的皮鞘才是鐵氧化的場所。

10 年之後吉克爾洪 (Gicklhorn, 1920) 証明，厚鞘絲細菌和其他線狀鐵細菌的原生質，總是染成深藍色，如果同時用 HCl 和 $K_4Fe(CN)_6$ 溶液作用於細胞的話。值得注意的是，在仍然包封於薄皮鞘之內的，比較年輕的線體方面，根據吉克爾洪的看法，皮鞘所含的氧化鐵比較細胞本身所含者要少。如果用 $HCl + K_4Fe(CN)_6$ 溶液處理這樣的線體，那麼所得的圖畫恰恰和在用次甲藍染色之後一樣：鮮藍色的細胞，呈現在淺藍甚至無色的皮鞘之內。

根據這些觀察，作者十分正確地結論道，線狀鐵細菌的鐵之累積應視為是它們的細胞分泌性活動的結果(15 頁)，而不是因為從外面滲透入細胞的溶液，在其進入細胞的途徑上，機械地把其中所含之鐵堆積在皮鞘之內(20 頁)。基於此，吉克爾洪認為，他所獲得的材料証實了維諾格拉得斯基關於鐵細菌原生質積極地參與鐵之吸收與累積的推論。

在按維諾格拉得斯基的方法所安排的培養中，吉克爾洪觀察到，在空氣滲透進來得很少的，比較深的液層中發育的線體皮鞘之內，有鐵的沉淀。從此作者得出結論，原生質是積極地參與氧化亞鐵的氧化作用的(19 頁)。

所有這些結論都是維諾格拉得斯基見解的直接証據，因此似乎可以料想吉克爾洪是斷然地站在維諾格拉得斯基方面的。但是，事實完全不是這樣。

在闡述吉克爾洪的觀察和結論（我們剛剛引用的）的同一些

頁上，我們讀到(18頁)如下的一段：“在 FeO 氧化時， Fe_2O_3 化合物如何發生的問題，可能是仍然沒有研究的。但無論如何，對於絲細菌講來， FeO 之吸收與氧化並不具有如維諾格拉得斯基所給予它的那樣的意义。要知道莫立施的淵博實驗，所得出的最主要而又最有根據的結論在於，‘鐵有機體’之所以必需鐵，仅仅是為了建築它們的原生質體，而不是為了獲得在代謝時它們所消耗的能量。既然鐵（高鐵）的化合物和亞鐵化合物都是可以溶解的，雖然程度不等，所以原生質體兩者都可以吸收（吉克爾洪）。”

這樣一來，我們可以看出，現在的問題已經不是關於 FeO 的氧化作用，而是關於從溶液中吸取鐵的化合物的一般吸收作用了。不過這並不妨礙吉克爾洪在下一頁上斷言（19頁），“原生質體無疑地是參與 FeO 的氧化的……。”

但是如果鐵的氧化作用並不具有，如維諾格拉得斯基所認為它可能有的那種意义，同時如果原生質又積極地參與了這種作用，那麼要問，這個作用的真實意义何在？原生質在其中起什麼具體作用呢？可惜，對於第一個問題，我們沒有能在吉克爾洪的著作中找出任何的解答。至於第二個問題，那麼顯然吉克爾洪認為可能的是，原生質僅僅只調節氧化鐵的沉淀，時而使之加強，時而使之減弱，以適應於加諸它的外界刺激。這樣，根據吉克爾洪的意見，強化了的膠態氫氧化鐵的分泌作用（在溶液中的 FeO 化合物濃度增加的情況下所看到的）乃是化學刺激的結果（17頁）；作者認為缺刻衣細菌（*Chlamydothrix sideropous*）含鐵固着盤或忒氏鞘鐵細菌莢膜的形成，可能是由於機械刺激的結果（16頁）等。

吉克爾洪認為自己工作的主要成果之一，在於他似乎成功地調和了維諾格拉得斯基和莫立施（20, 22頁）相互抵觸的理論。根據他的意見，“鐵氧化作用的意义（作為鐵細菌的能源），或許，除螺柄細菌以外，都被莫立施的實驗無條件地駁倒了。這樣一來，維諾格拉得斯基理論的最基本的思想就被動搖了。”但是另一方面，

“鐵之累积，它在生活細胞中的高的含量，外界刺激作用的影响下皮鞘的改变……則又指出了維諾格拉得斯基所看出的生活原生質体的主要作用。”

这样的兩種理論的奇特的結合，显然是經不起最寬大的批判的。如果吉克尔洪所記載的事实确無任何偏見，那么从这些事实中只能得到这样的結論，就是鐵細菌的原生質氧化从外面吸收来的氧化亞鐵的鹽类，而向外分泌这种氧化作用的产物。細菌所沉淀的氫氧化鐵，为量之巨大足以証明这种作用，在整个細胞生活过程中，是不断地快速地进行着的。如果我們假定，这种行之於細胞之內的氧化作用，對於微生物本身不具有任何重大的意义，那就無異於承認生理学的無知了，这在整个生物界中也决不能找到类似的情况。这个首先被莫立施所提出的假定是根本不正确的，並且可以有把握地預言，任何把它和已經在本領域內确証了的事实統一起来的企圖，都是不能成功的。

五. 累积鐵的鞭毛虫类

莫立施根据自己對於累积鐵的鞭毛虫类的观察，特別是對於植物狀花囊鞭虫(*Anthophrysa vegetans*)的观察，找到了某些理由以反对維諾格拉得斯基的見解。大家知道，这种原生动物的細胞能以構成長而分枝的小莖。小莖分枝的頂端有圓形的，一个紧靠在另一个旁边的細胞团或細胞的集落。小莖物質是細胞分泌性活动的产物；具有膠狀的稠度，並含有大量的氫氧化鐵。莫立施指出，“恰恰在膠質小莖和集落交界的地方，它尚沒有顏色。只在其較老部分（大部分情況下接近於基部），也就是在远离含有原生質的細胞的部分，才进行着鐵的累积，才变成黄色。”根据作者的意見，这乃是說明，“在鞭毛虫类方面，正好像在鐵細菌方面一样，鐵之累积首先決定於小莖物質的物理化学特性，氧化亞鐵的氧化並不是在原生質中进行的，因为小莖中並沒有原生質，而是在溶解於水中的

氧气的影響下”，行之於小莖結構之內的。

關於莫立施的這些理由，首先應該指出，作者顯然連設法也沒設法來確定氧化鐵在花囊鞭蟲 (*Anthophyssa*) 小莖內的含量和分佈（那怕是用形成普魯士藍的反應也行），而是局限於觀察它們不同部分的自然色澤。其實，只要他試用 HCl 和 $\text{K}_4\text{Fe}(\text{CN})_6$ 溶液來處理小莖，那麼就可以確信，這些結構的年輕無色部分所含有的氫氧化鐵，和老的變黃了的部分所含有者是一樣的多的。在以前的敘述中，我們已不只一次地指出，細胞所剛剛分泌出來的凝膠體的無色性，並不足以證明其中沒有氧化鐵的存在。另一方面，黃色之出現或加強，也絕對證明不了累積在凝膠體中的鐵量的增加。變黃作用僅僅只能說明，在已經沉淀了的氫氧化鐵中正進行着某些化學變化，伴隨有着色更趨鮮明的產物的形成。

莫立施的見解在阿德勒爾 (1904) 那里找到了支持。阿德勒爾對植物狀花囊鞭蟲進行研究鐵的累積的時候，作出了結論道，在這種微生物方面，氫氧化鐵只沉淀在小莖中，而細胞，生命之體現者，則完全不累積鐵。根據阿德勒爾的意見，可以從此得出結論，鐵，除了生活所必需的極其微量的以外，顯然對於花囊鞭蟲 (*Anthophyssa*)，並沒有任何重要的生理學意義。

但是人們可以提出兩個觀點來反對這種意見。第一，花囊鞭蟲和鐵細菌一樣主要是出現在鐵質水中，它在这里經常引起大量氧化鐵的沉淀。第二，認為這種原生动物的細胞似乎根本不累積鐵的斷言是不正確的。如果很快地用甲醛液把植物狀花囊鞭蟲的集落固定，而後再用 $\text{HCl} + \text{K}_4\text{Fe}(\text{CN})_6$ 加以處理，那麼就往往可以在細胞原生質中發現有十分巨大的，染成鮮藍色的，並且因而是含有氧化鐵的包涵體（霍洛得尼，1929）。這樣的細胞中的一個如圖 36a 所示。

吉克爾洪 (1920) 斷定，另一種鞭毛蟲類——頸鞭蟲屬 (*Trachelomonas*)——的原生質中經常含有大量的氧化鐵。同時他作了一

个有意义的观察，即在细胞衰亡的时候，或是在刺激它们之后，氢氧化铁内涵物即向外喷出。极其可能的是在花囊鞭虫方面也发生着类似的現象。如若果然如此，那么阿德勒尔未能看出铁为这种原生动物细胞所累积，这不必奇怪了。

花囊鞭虫的小莖，無疑地是由細胞分泌的物質所組成的。但是因为它们同时是經常富有氢氧化铁的，所以很自然地就会推想到，恰恰是那些铁質内涵物（我們在植物狀花囊鞭虫細胞中所發現的，显然常常要向外拋出的铁質内涵物）乃是建成它們的材料。支持这种推測的是，記載在下面的對於海綿鞭虫 (*Spongomonas intestinum*) 的观察（霍洛得尼，1923）。

海綿鞭虫——乃是一种經常存在於常有植物狀花囊鞭虫（圖36）出現的沼澤草地低窪处的铁質水中的鞭毛虫类。它的自由漂浮的集落呈圓錐形銹褐色臘腸狀，其長度可達好几个毫米。它們的主要成份是由多数小而圓的顆粒或小泡泡（直徑約2微米）所



圖 36 a. 植物狀花囊鞭虫 (*Anthophysa vegetans*) 和 b. 海綿鞭虫 (*Spongomonas intestinum*) 的細胞; c. 集落之一部;
r. 海綿鞭虫集落的一部分。放大約 960 倍。

組成的(顆粒或小泡泡是一個緊挨到一個的,但是並沒有用任何間隔物質聯繫起來)。在高度放大的情況下,每個小泡泡之中可以區別出很薄的膜,和顯然是由氫氧化鐵組成的內涵物來:用 $\text{HCl} + \text{K}_4\text{Fe}(\text{CN})_6$ 加以處理,染成鮮藍色。有時小泡泡內還可以同時看出有一個或若干個更小的顆粒來。

海綿鞭蟲的細胞浸沉在上述臘腸狀小泡集團的里面(集團形成集落管),並且在那里被安置得十分整齊。每個細胞有兩個鞭毛,向外突出於周圍的水中。

在顯微鏡下觀察生活狀態下的海綿鞭蟲的集落,不难看出,鞭毛基部時常出現有新的小泡,它們有時仍然留在集落管的表面以增加其總質量,但是更加頻繁地是開始順着鞭毛管滑向頂端(顯然是被在這個器官的表層中的原生質流所吸引)。在離開集落管表面相當距離的地方,它們被突然地投向鞭毛急劇運動的方向,從顯微鏡視野下跳開消失在周圍的水中。

這些觀察足以促使我們推測,組成集落管的圓形顆粒或小泡,乃是海綿鞭蟲細胞所形成和分泌的。這個推測的正確性,特別是在觀察年輕的,其中細胞數不超過 2—3 個的集落的時候可以被証實。在這個早期發育階段海綿鞭蟲往往出現在水面,而且它們的鞭毛是陡然向下垂的,細胞則圍有較少數的小泡。這些細胞上面向着空氣的一方,則是長時地完全赤裸的,其內容物可以從此很方便的觀察出來。為了這個目的,只須在水的表面放一清潔蓋玻片,之後用鑷子小心地把蓋玻片連同附着的水膜和其中的微生物,一起移放至玻片上(玻片上預先放一滴該貯水池中的清潔水)。研究用這個方法配制的標本,很容易相信,在海綿鞭蟲之細胞內所發現的圓形小泡,恰恰和包圍在它們細胞之外的小泡是一樣的。

圖 36,6 所繪的是海綿鞭蟲(*Spongomonas intestinum*)的細胞,它是在加中性紅溶液入標本中之後,細胞向外爬的時候,立即用甲醛液固定,再用 $\text{K}_4\text{Fe}(\text{CN})_6 + \text{HCl}$ 加以處理后被繪出的。在這個細

胞的原生質中清楚地看出有四个小泡，它們和在外面的小泡沒有任何區別。細胞外的小泡集团中，还可以明显地看出有海綿鞭虫剛剛处於其中的腔道来。

細胞內小泡之唯一區別於細胞外小泡的地方，在於它們不停地在細胞內从一个地方轉移至另一个地方（显然是被原生質流所搬动）。不待說，这种現象只有在生活細胞中才可以觀察到。細胞內小泡因加中性紅溶液而明显地染成玫瑰色，因加 $K_4Fe(CN)_6 + HCl$ 而染成淺藍色。

看来，这些圓形內涵物不是別的而是空胞（液泡），同时作为消化捕捉到的捕获物（細菌）和累积氢氧化鐵之用。空胞在为氢氧化鐵和捕获物所充滿之后，即为細胞所向外噴出，並被用为構成集落管的材料。圍繞着每一个小泡的薄膜，可能，是由有机物質組成的。它不溶於鹽酸中。

由此可見，莫立施期望从研究鞭毛虫类的工作当中，找到自己論点的和証明維諾格拉得斯基观点不正确性的支持，实际上这些研究反有利於維諾格拉得斯基的見解。其实，我們已經看出，花囊鞭虫和海綿鞭虫的細胞具有和鐵細菌一样的能力，就是在自己的原生質中累积氢氧化鐵，之后再將其向外分泌呈定形結構。極其可能的是在这种情况下，氧化鐵是由於从外面的溶液中吸进原生質中的重碳酸亞鐵的氧化而形成的。因为鞭毛虫的細胞對於鐵的吸收与氧化，在其整个生命过程中都是进行不已的，所以它显然是一种正常的生理現象。

不由地就要發生一个問題：海綿鞭虫、花囊鞭虫和某些別的原生动物能不能利用 FeO 氧化时所释放出来的能量，以滿足自己生命活动的需要呢？为了解决这个問題，應該承認海綿鞭虫是特別适当的研究对象，因为它能很好地在貯水槽中生長和繁殖。

六. 關於鐵細菌生态学的意見

某些有關於鐵細菌的分佈和其在自然界中出現的条件的知識，以上各頁中已有所报导了。現在讓我們來比較詳細地談談這組微生物的生态学特性。

和很多別的微生物一樣，鐵細菌在地球表面分佈得非常廣泛。人們可以到處找到它們——所有的大陸和島上，寒冷，溫和和嚴熱气候的地区中。雖然就廣義上說來鐵細菌對於气候上的和地理上的条件是这样的不講究，但同时對於小气候的变化却很敏感。其中的每一種都要在自己自然分佈區內，選擇有利於自己的物理，化學和生物學条件的場所來居住。如果並不是所有這些条件都同時有利的話，那麼處於最低限度的那個因素具有決定性的意義：它決定着種的“繁榮”程度，也就是它繁殖的速度，決定着與微生物羣體的其他成員的數量上的比例等。某些情況下溫度負有這個限制鐵細菌分佈和發育的因子的作用，而在另一些情況下——鐵鹽濃度的過低，氧氣的缺乏，任何有害物質的存在等。

至於說到環境的溫度条件，那麼很多鐵細菌都是典型的嗜冷性微生物，也就是說偏好低溫。因此在气候溫和地區，鐵細菌繁殖得最茂盛的是在早春。雪剛一開始融化，小溪流和各種小貯水池中，如果它們含有足量的氧化亞鐵的話，就會出現有許多相當稠密的鐵細菌叢，水也就有些地方具有了銹褐色，惹人注目。基輔近郊，這種現象早在3月初，有時甚至在2月即可以看到。李斯克(1911)指出他常常在2月間在冰雪之下在距得銳茲金不遠的一個小溪流中找到大片的鐵細菌。傑門鐵也夫(Дементьев, 1940)指出，舊俄的貯水池中嘉氏鐵柄桿菌的最茂盛生長是在冬季。

任何一個貯水池中鐵細菌出現的時間，不待說，不是只決定於溫度的。處於最低限度的那個因素在這種場合中具有決定性的意義。在第涅泊爾河河岸窪地中，在低窪的沼澤草地上，鐵細菌在春

季洪水剛剛下落之后， FeCO_3 的含量在貯水池（淺而和河床相隔离）中大量增加的时候，才开始强有力的繁殖。这多半出现在 5—6 月初。稍迟一些时候，随着严热天气的降临，这些沼澤化地区的水温升高，以至开始碍及大多数鐵細菌的繁殖，因之它們的数量显然下降。大概，被溶解了的有机質（它們在水中的濃度，在夏季，由於植物和动物的遺体强力分解的結果而有所增加），也按同一方向發生作用。

鐵細菌可能發育的温度范围，不同的菌种，不待說是不一样的。不同菌种的最适温度是显著地互不相同的。在这方面，李斯克對於德銳茲金（Дрезден）近郊的一个小溪流的观察是很有意义的：秋天他在这里只發現了嘉氏鐵柄桿菌的集团，而在夏季則是赭色絲細菌生長茂盛，只有很困难地才可以在絲細菌的線体之間發現嘉氏鐵柄桿菌的小莖。

类似的現象本書作者曾經在距基輔不远的第涅泊尔，斯达勒謝里（Старосель）生物学實驗站附近發現过。25—30 年前这里有很多的水泉，其中之水含鐵很多。在水的出口处埋在土中、並且用木柵保护着的木質容器之中，水温經常保持在 $9-12^{\circ}\text{C}$ ；只有在一年中的最酷热的季节中，温度才稍稍升高，略略超过这个范围。在这里人們經常可以發現大量的嘉氏鐵柄桿菌、纖叢絲細菌，有时还可以發現有絲藻鏈球鐵細菌；但厚鞘絲細菌和赭色絲細菌則始終也沒有發現过。水从木質容器沿着狹而淺的小溝流到旁边的小湖中（其中水温在夏季比較泉水的水温高約 10°C ）。鐵質水在流入湖中的道路上变温暖了，人們也就可以在这种地方逐漸地看出有赭色絲細菌的巨大集团了。

鐵細菌微生物羣体中优势类型之按季节更替，我們也曾經在基輔近郊森林小溪流中發現过。

關於温度對於鐵細菌生長的影响，有精确实驗資料可以引用的，暫時只限於兩種：嘉氏鐵柄桿菌和厚鞘絲細菌。李斯克（1911）

研究了第一種細菌。經過在各種溫度下14天來對於嘉氏鐵柄桿菌培養生長的觀察，李斯克確定， $0-0.5^{\circ}\text{C}$ ，生長進行很好， 6°C 時繁殖達於最高限度， 15°C ——好， 22°C ——極差，但再高——27和 32°C 就不可能發現任何生長了。

關於厚鞘絲細菌的純培養，莫立施(1910a)指出，它們在室溫中生長很好， $23-25^{\circ}\text{C}$ 更好；5和 40°C 生長停止。

這樣一來，我們可以看出，對於嘉氏鐵柄桿菌來講，最適溫度大約是 6°C ，而對於厚鞘絲細菌則大約為 $23-25^{\circ}\text{C}$ 。

根據在自然界中的觀察，大致可以判斷，赭色絲細菌和厚鞘絲細菌的溫度極限與最適溫度是接近的。但是應該指出，我們不只一次地在冬季(比如在1925年2月初)，在距基輔不遠的一個森林小溪流中，發現典型的赭色絲細菌的稠密叢。儘管這個小溪中水溫在所指的時間內不超過 $+1^{\circ}$ ， -2°C ，但是鐵細菌還是迅速地繁殖和生長，形成美麗的銹褐色皮鞘。這些皮鞘之不同於夏季所看到的一般皮鞘的地方，在於它們常常顯有相當顯著的不規則的螺旋狀彎曲。可能的是這種“冬季類型”的赭色絲細菌乃是一種特殊的，適應於在低溫條件下生活的變種。

其他的物理因素——光——看來對於鐵細菌的分佈和生長並不發生任何影響。無論是用實驗上的資料或是根據自然界中的觀察都可以證明：鐵細菌在光亮的敞開着的貯水池中，在半黑暗的水瓶內和在完全沒有光侵入的自來水管中都可以發育得同樣好。但是，根據杜羅夫斯卡婭(Туровская, 1930)的意見，後一個場合中，光之完全缺乏乃是有利於鐵細菌繁殖的因素，因為在黑暗中，在光線下進行的重碳酸鐵的自發性分解作用停止了，鐵細菌有可能充分利用全部含在自來水中的這種化合物。

對於鐵細菌來講，最有生態學意義的不是環境的物理因素，而是化學因素。其中溶解在水里的鐵的亞氧化性化合物的存在和濃度，無疑地佔據着首要地位。自然界中鐵細菌專門出現在鉄質水

中,也就是專門出現在含有相当大量的重碳酸亞鉄的水里。尽管天然水中,有时还有别的鉄化合物,比如,古敏酸的有机酸鹽类,甚至还可能有 $\text{Fe}_2(\text{OH})_6$ 水溶膠,但是對於鉄細菌的生長和發育來講,最有意义的还是重碳酸亞鉄。其含量在鉄細菌發育特別茂盛的各种鉄質泉中,一般变动於 10—30 毫克/升之間。但是無疑地鉄細菌在氧化亞鉄含量低得多的时候也能被滿足,特別是在流水中(流水可以不断地把一切新的呼吸物質运送給細胞)。比如根据沙尔勒尔(1906)的意見,在德烈茨金的自来水中,甚至像嘉氏鉄柄桿菌这样典型的鉄細菌也能發育得極好,尽管水管中所含之 FeO 总量只 0.2—0.3 毫克/升。另一方面同一种微生物在人工配制的 FeCO_3 溶液中(每升約含 100 毫克这种鹽类),可以生長得極好(李斯克, 1911)。

可惜,我們沒有任何的、關於鉄細菌生長對於溶液中 FeCO_3 濃度的关系的資料。只可能假定,在一定範圍內,它們生長的速度是和这种鹽类的濃度成比例的。

环境的 pH 對於鉄細菌在自然界中的分佈有重大的影响。微酸性反应對於它們的發育最有利。因此在游离的二氧化碳含量高的天然鉄質水中,这些微生物生長發育得特別好。維諾格拉得斯基和李斯克有时用为二氧化碳所飽和了的溶液所作的實驗,就可以証明。我在克拉斯諾达尔州高利亞奇克留赤矿泉疗养地附近的鉄質泉中, pH 6.1, 看到了大嘉氏鉄柄桿菌茂盛的生長。

杜罗夫斯卡婭(1930)研究波蘭鉄細菌,發現鉄細菌在 pH 5.88—7.60 之間的水中都有,而在几乎中性反应的水中發育得就特別好。在中性反应的場合中,水中含極少量的鉄——2—3 毫克/升它們就滿足了,而在弱酸性反应中,这些微生物为了自己的發育就須要較高濃度的鉄——6—10 毫克/升。

因此必須指出,足够白硫菌(*Beggiatoa*)發育的硫化氫的濃度,看来一点也不阻碍鉄細菌的正常發育。这些微生物常常十分大量

的和某些硫黃細菌一道出現於，顯有鮮明硫化氫氣味的水里。

鹼性水是不適合於鐵細菌生活的。因為這樣的水完全不含有鐵，鐵在 OH^- 離子作用下從溶液中沉澱下來了。因此在海水里〔大家知道，海水是弱鹼性反應的 ($\text{pH}=7.8-8.3$)〕，通常是沒有鐵細菌的。只有在海的淺的底層部分是例外（這個地方由於二氧化碳和某些由淤泥中排出的其他酸類的含量高，水具有微酸性反應）。在水中有可溶性鐵的亞氧化性鹽類存在的時候，鐵細菌，特別是嘉氏鐵柄桿菌就可以在這裡形成大量的集叢，並且成為鐵結核發生的原因〔布特開維契 (Буткевич), 1928〕。

鐵細菌對於氧氣的需要並不少於 FeCO_3 。在自然界中，和在實驗室中培養條件下一樣，這些微生物只在有空氣進入的情況下才可以發育。但是水裡面的氧氣濃度，看來對於鐵細菌的生長和繁殖並無重大的意義。它們可以在游離氧含量極少時生長，特別是如果它們周圍的水能以很頻繁地或是不斷地為新鮮水所代替的話。比如自來水管中就具有這些條件。

在靜止的氧氣很缺乏的貯水池中，鐵細菌或則（如在厚鞘絲細菌方面所看到的一樣）定居在水面，或則和分泌氧氣的藍藻發生緊密的相互關係。後一現象我們以後將加以申述。

在對於有機物的關係上，不同種的鐵細菌顯然是互不相同的。對於其中的某些種，如嘉氏鐵柄桿菌，有機物質大概是有害的，至少在培養基中沒有能以破壞有機化合物的雜菌存在的時候是有害的。李斯克 (1911) 的實驗已經證明這一點。其他菌種，比如赭色絲細菌，根據在自然界中的觀察大致可以判斷，對於有機質之存在是完全沒有關係的。最後，還有一些類似厚鞘絲細菌的鐵細菌，它們可以利用這些物質作為呼吸與營養物質。

在自然界中，鐵細菌的大量繁殖，多半只有在純無機的鐵質的水里（只含微量的有機質或是完全沒有有機質）才能看到。相反地，在有機質很多的地方，却往往沒有鐵細菌，即使是鐵的含量相

当高,也沒有鐵細菌(李斯克,1911)。

我們所研究过了的这些生态学因素,在一定程度上是由鐵細菌能可以在其中發現自己發育所必須的一切条件的天然水的起源来决定的。而这些因素的不同的配合,則又决定着天然貯水池中或是这种,或是另一种佔优势,或是若干种菌种一下子同样繁荣。根据这种观点,我們在研究關於基輔近郊第涅泊尔河水中,可溶性鐵的亞氧化性化合物起源問題时所得的資料具有某些意义。

正如这个地区地質学上的研究〔奇尔文斯基(Чирвинский), 1917〕所証明的,在这里佔优势的冲积砂土的沉积層,主要是發生於海綠石沙土和海綿質粘土被第涅泊尔河水侵蝕的結果。这两种母質都含有一些在游离二氧化碳的作用下很易轉为溶液的氧化亞鐵。因此可以把上述母質中所儲存的这种元素,当作是第涅泊尔河右岸泥水中所發現的鐵的亞氧化性化合物的起源。

这些水的起源地很深,这就决定了它們在流出时表面的低温(最酷热的季节是 $10-12^{\circ}\text{C}$),同时也决定了其中几乎完全沒有有机化合物。这两个因素規定了这些水中的鐵細菌羣体的特征:其中嘉氏鐵柄桿菌和纖叢絲細菌佔优势。在伴随着它們的外来有机体之中,常是絲藻(*Conferva*)屬〔黃絲藻屬(*Tribonema*)〕中的某些綠藻,它們同样嗜好清潔的冷水,並且常常在自己的表面帶有絲藻鏈球鐵細菌的小瘤。

第涅泊尔河水泛地的草地低窪处,在春天洪水退落之后,有很多体积不大的淺的暂时性的貯水池,其中的微生物羣体具有完全是另一种的特征。这里經常是厚鞘絲細菌和赭色絲細菌佔統治地位,还伴随有無數的多半是單細胞的綠藻。微生物羣体的这种特征,是由这些小貯水池(被春天的陽光所溫暖直到池之底部)中高的水温所决定的,是由其中存在的各种有机質,以及硫化氫,和某些(沼澤土壤中有機殘余物分解时所發生的)別的化合物所决定的。

關於決定鐵細菌能不能在第涅泊尔河水泛地表面水中茂盛發育的,鐵的亞氧化性鹽類的起源問題,是特別值得加以注意的,無疑地,大量的含在砂質冲积土頂層之內,成功相当巨大的沼鉄矿团塊的,鐵的氧化性化合物乃是它們的主要来源。沿着第涅泊尔流域,在其陡峭的岸上,到处有这些冲积土,在其自然切面之中,有着相当大量的褐色鉄結核的水晶狀沉积物惹人注目。沉积物本身的形态証明了它們是在不大的淺的集水区中形成的。这个結論,用顯微鏡檢查其中所含的鉄結核就可以被証實了:人們可以在鉄結核中發現無數的矽藻的遺体。有一次我甚至还發現了保存得很好的“已化石化了的”輻球虫屬(*Actinosphaerium*)的标本(圖37)。在有些結核中我沒有能看到鉄細菌的遺体,但这是没有什么值得奇怪的,因為它們所分泌的,由膠态氫氧化鉄所組成的結構,失水並進行結晶作用之后,很快的就變了形,並且融成一片了。

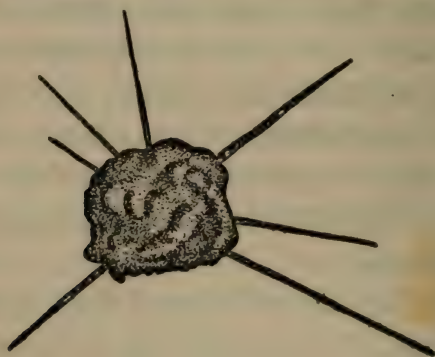


圖 37 沼鉄矿中發現的輻球虫(*Actinosphaerium*)

在地形改变时,在由於河床历来迁移的結果水泛地中新貯水池形成的时候,以前产生的褐色鉄結核沉积物往往又被水所盖滿,並且和新形成而含有很多有机殘余物的底層沉积物进行了接触。这些殘余物的分解,在有各种微生物参加下,不可避免的要伴随有氧

化鐵的还原，要伴随有鐵的亞氧化性化合物的形成。这个作用的意义至今仍然是估計不足的，對於其化学性質也缺乏足够的了解。因此需要較詳地加以討論。同时應該注意，剛由鐵細菌所分泌的新形成的氫氧化鐵，也將遭到同样的还原作用，如果它們落至有机殘余物分解範圍之內的話。

霍普-塞义勒尔 (Hoppe-Seyler, 1886) 早已指出了，由於微生物的作用， Fe_2O_3 有还原的可能性。作者在研究加有石膏和氧化鐵的一升的瓶中纖維素在嫌氧条件下进行分解的时候，肯定了在兩年之后，大約加至溶液中的 16 克氧化鐵之中，一半已經变成了 FeS 。除此之外，溶液中还發現有少量的 FeCO_3 (43 毫克/升)。霍普-塞义勒尔不能把他所看到的还原作用的机制加以解釋。

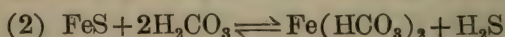
維諾格拉得斯基 (1888) 傾向於霍普-塞义勒尔的这个試驗，發表意見道：在自然界中，比如在沼澤地中，重碳酸亞鐵是由於 Fe_2O_3 的还原作用形成的，“特別是在纖維素發酵的时候。”在欧茂涼斯基 (Омелянский, 1926) 的“微生物学原理”中，我們已經發現了直接的断言，就是在靜止的水里，鐵的重碳酸鹽之發生乃是 Fe_2O_3 被甲烷或氫气所还原的結果。

但是不难看出，霍普-塞义勒尔的實驗仍不足以作为这种結論的根据。事实上，在塞义勒尔培养基中，其中进行着纖維素的分解，同时帶有氫气和甲烷，同样也产生硫化氫 (从石膏)，而硫化氫本身也可以引起 Fe_2O_3 的还原。在自然界中我們經常地看到氫氧化鐵轉变为 FeS ，特別是在靜止貯水池的淤泥里 (在这里硫化氫的形成乃是植物和动物遺体腐敗的結果，或者是由於脫硫作用而产生)。但硫化鐵 (FeS) 已經就是亞氧化性化合物了，它在溶液中有游离二氧化碳存在的时候，很容易轉为 $\text{Fe}(\text{HCO}_3)_2$ 。由此可見 Fe_2O_3 的还原，虽無氫或甲烷参加也可以进行。

这个結論的正确性是很容易用一般的試驗加以檢証的。取少量新沉淀的氫氧化鐵或小的打碎了的沼鐵矿，加入水，並且將此获

得的黃褐色懸液通以硫化氫氣流幾秒鐘。根據沉淀之變黑即可以判斷有 FeS 的形成。現在如果再以二氧化碳氣通入同一液體2—3分鐘之後，濾出沉淀，那麼在濾液中很容易〔借助於紅血鹽—— $\text{K}_3\text{Fe}(\text{CN})_6$ 〕發現為量顯著的氧化亞鐵。同一懸液的另一部分只通以二氧化碳（無硫化氫）作為對照。在這種情況下，濾液中看不到有絲毫 FeO 的痕跡。

帶有淤泥的底層沉積物（含有很多的有機殘余物）的天然靜止貯水池中，經常進行着排出 H_2S 和 CO_2 氣的微生物學作用。因此，在同一沉積物中有氧化鐵存在時，不可避免的就會發生有很易溶解的重碳酸鹽 $\text{Fe}(\text{HCO}_3)_2$ ，擴散至水中以供鐵細菌用以執行其氧化性活動。這些作用可以下列方程式表示之：



在斯達洛謝里生物學試驗站附近，上述氧化亞鐵發生的過程，特別容易在春天，緊在草地低窪處當洪水過去之後看到。在這個時期中，在成了沼澤的地方以及在小的靜止貯水池沿岸地區之內，每一個窪，每一個積水的小凹，都含有茂盛的各種有機體的植物和動物羣體，特別是鐵細菌。這些小窪表面上的鐵銹薄膜證明了小窪中有氧化亞鐵存在，而膜之在這裡形成乃是由於 FeO 繼續不斷地為空氣中氧氣所氧化，並無任何微生物的參加。在這些地方，不難看出同時也形成氣體——甲烷，氫氣，二氧化碳和硫化氫。在壓土時，這些氣體常常帶有聲響的向外溢出。

在自然界中，伴隨着鐵細菌的其他生物有機體，在鐵細菌的分佈和生命活動上，是起一定的作用的。這個環境的生物學因素，有時具有十分重大的生態學意義。從這個觀點出發，鐵細菌和綠藻之間的相互關係就特別有意義了。

所有的鐵細菌都是好氣的。它們的獨特呼吸作用所需要的氧氣，比氧化有機質的有機營養細菌的正常呼吸作用所需要的氧氣，

要大得多。因为綠藻在日光中經常放出氧，所以在自然界中我們常常發現鐵細菌和这些天然氧气發生者共处一起，就没有什么奇怪的了。

這兩組生物有机体之間的相互关系，根据有机体的亲密程度而有所不同。除去原始共棲类型之外（就是鐵細菌簡單地定居於藻类之間），还时常有毫無疑問的附生，甚至看来还有真正的共生，也就是兩種或若干种生物有机体生理学上相互适应的共棲关系。这种相互适应性多半表現在，一个共生者的代謝活动产物立即被另一共生者所吸收和利用。这种生理学上的相互影响往往反映到共生者的形态学特性上，而且它們所遭受的形态和結構上的变化又为它們生理学上的相互关系的特性所决定，处於因果性的从屬於后者的地位。

在最普通的鐵細菌——赭色絲細菌——方面，早已發現有时有和藻类共棲的現象了。在第涅泊尔河左側低的河岸上，在春天泛濫之后形成的小貯水池中，人們常常可以看到这些鐵細菌稠密的好像棉花的团塊。在这些团塊里面，在絲細菌（*Leptothrix*）線体之間，無數不动的，圓形而大小很不相等的綠色細胞找到了自己的居住場所。这些細胞大部分包有含氧化鐵的薄膜，膜甚易溶解於鹽酸中，膜溶解之后內涵物的綠色就显著地突出来了。

有时也可以發現空的莢膜；由此可以得出結論，这些細胞乃是某种可动的單細胞藻类發育过程中的靜止阶段。

如果把少量的这种“棉花”放在高而充滿水的燒杯中，那就很容易看出，在夜里整个团塊沉至底部，而在白天里，由於在日光下放出氧气的結果即浮在表面。这乃是因为气泡（氧气）大量的滯留在鐵細菌線体之間，因而減低了“棉花”的比重原故。在自然界中，在上面提到过的貯水池里，也可以發現恰恰同样的向上向下相互更替的运动。在这里，它們显然具有一定的生态学意义。夜間沉到底部，細菌就沉到一个比較富有重碳酸亞鐵（从进行着鐵的氧

化性化合物还原作用的底部淤泥中扩散出来的)的环境中了。白天浮上表面,这些微生物又处在不只是为氧气所饱和了的,而且还是为太阳光晒热了的水中。这两个因素——氧气浓度和温度的升高——是有利於赭色絲細菌的生長和繁殖的。

另一种鉄細菌——厚鞘絲細菌——就更加頻繁地,和各种藻类形成这种混合“羣社”了。这种羣社的一小部分已經描繪在圖38上了,事实上,这个羣社比圖上所繪的还要稠密得多,並且是由鉄細菌線体本身和藻类以及無數的包涵在这个網內的單个綠色細胞所組成的。在線狀藻类佔优势的地方,厚鞘絲細菌往往好像附生物一样地定居在藻类上,有些地方还密密地長在它們的周圍。



圖 38 厚鞘絲細菌,居於各种綠藻和藍綠藻之間。放大約 900 倍

至於旋轉絲細菌常常纏繞着綠藻和藍綠藻線体,我們就早已提到過了。

有一次我曾經在一个第涅泊尔旧河床里,發現到了一个大的水網(*Hydrodictyon reticulatum*)的集叢,其所有的細胞都是銹褐色的。顯微鏡檢查之下,說明了它們披有一片鉄壳,除了不定形的氫氧化鉄之外,尚含有大量的鐵叢絲細菌的皮鞘。

我曾經在實驗室培養中的玻璃管(這些玻璃管長時期地被放在光照之下,並且有自來水緩緩流過。)的內壁上,看到,在單細胞的綠藻之間,有嘉氏鐵柄桿菌的茂盛生長(霍洛得尼,1922)。

鐵細菌和藻類比較密切共棲的場合是上面(78—81頁)所記載的 *Psychohormium*。正如已經提到過的,這些結構是由絲藻鏈球鐵細菌細胞在某些線狀藻類的表面所形成的疣瘤所組成的。對於細菌講來,好像別的剛才討論過的例子一樣,和藻類的緊密聯系具有積極的意義,它可以保證細菌有較好的氧氣的供應。但是,顯然鐵細菌的團塊對於藻類也有一定的有利影響。帶有大量葉綠素的藻類特別肥大的細胞疣瘤中,具有貯藏性的營養物質,就可以證明這一點。根據大多數藻類學家的意見,這些細胞就是藻類的休眠細胞(akinete),其中在整個冬天中,都保有生命。正如加伊杜科夫(Гайдуков, 1905)指出的,在過冬的時候,藻類休眠細胞外面所披有的大量膠質疣瘤,能夠起適應的作用,以保護藻類細胞免予受氣溫的激烈變動和機械的損壞。

在春天,當休眠細胞分裂和生長開始的時候,由它們產生的年輕藻類線體,由於在休眠細胞表面過冬的細菌繁殖的結果,就又被疣瘤蓋滿了。

所有這些事實指出,在這個情況下,鐵細菌和藻類之共棲,就上面所指的意思說來,已經具備有真正的共生形式了:在兩種生物有機體之間已經建立了一定的生理學上的相互關係,而在共生者中的一個方面,我們甚至看到在這個基礎上產生的形態學特徵,借以保證把已建立了的共生關係從一代傳至另一代。¹⁾

1) 根據伯歇爾(Pascher)的意見(1924)鏈球鐵細菌(*Sideromonas*)和絲藻(*Conferva*),黃絲藻(*Tribonema*)之間的相互關係就是這樣,只細菌佔便宜,藻類總是受著受損壞的。作者的這個結論是基於疣瘤之內藻類細胞沒有分裂作用,這似乎證明疣瘤對它們的正常生活功能是一種抑制。事實上這裡根本談不上有什麼細胞生命活動的抑制,因為它們強力的積累葉綠素和儲藏的營養物質就說明了這一點。在細菌的影響下,藻類細胞內的生理作用採取了另一個方面,適合於這些細胞進入新的發育階段,適合於它們之轉變為忍受不良外界條件的結構。

七. 結 論

在上述各頁中，我們已經記述了許多研究鐵細菌生理学和生态学的重要成果。正如我們已經看出的，兩種意見的鬥爭昭然貫穿於微生物学的这个部門的全部历史之中。其一，維諾格拉得斯基首先倡議的，在於鐵細菌是完全独特的一羣微生物，具有積極氧化 FeO 成 Fe_2O_3 的能力，並且可以把这种氧化作用所釋放出来的能量在自己生命过程中加以利用。从这个观点出發，自營性营养可以作为大多数鐵細菌的特征，它們是應該屬於后来維諾格拉得斯基統稱之曰“無机氧化者”的那些微生物的。

根据另一个見解（莫立施以之对抗維諾格拉得斯基的概念的），就呼吸和营养特征看来，鐵細菌和一般的腐生性的或異營性微生物毫無區別。根据莫立施的意見，它們最典型的特征是能以分泌膠态有机物質，以从周圍溶液中吸收鐵，並將其累积成氢氧化化合物的状态。

在我們看来，全部以前的敘述，十分清楚的指出，在这个爭論中我們應該站在誰一边，如果我們不存有偏見，而是以自然界中的觀察和試驗的客觀資料为指針的話。如果莫立施的見解直到最近仍能找到自己的拥护者的話，那么主要的是因为某些研究工作者，多半是專業形态学家，不能正确地理解鐵細菌生理学問題。比如在自己的專著中坚决地反对“維諾格拉得斯基的理論”的爱立斯（1910），就沒有一句話不提到李斯克（1911）的研究工作，而这些工作，显然是他始終所不能明白的。

“鐵細菌”的概念逐漸地愈來愈扩大的情况，在目前具有更重大的意义。它逐漸地失去了維諾格拉得斯基（1888）所給与的那个明确而肯定的意思，轉变成模糊的術語，被用以標誌生理上極其多样化的微生物。所有可以引起鐵之从溶液中下沉的微生物，不管鐵是何种化合物状态，也不管它在該微生物的代謝作用中負不負

有任何任务,都被算作是鐵細菌了。比如在著名的樂立斯(Löhnis, 1913)的教科書中,我們就發現,對於这个術語就是如此理解的。这位作者归入鐵細菌之內的,不只有氧化其氧化亞鐵的自生性微生物(關於它們的存在,樂立斯,不像莫立施,他是不否認的),而且还有一切,能以有机酸的鐵鹽来进行营养,同时同化酸,把氫氧化鐵作为“不能被消化的殘余物”而积累的微生物。根据樂立斯的意見,那些氧化或分解腐蝕質物質的細菌同样也是屬於鐵細菌的,因为这些物質往往在溶液中有保持氫氧化鐵的保护膠体的作用。在这些物質被細菌分解之后,氫氧化鐵就下沉为沉淀。

“鐵細菌”概念的这种奇怪的演变,其原因据維諾格拉得斯基看来是,莫立施以及繼其之后的別的研究工作者認為这些微生物的最典型特征,不是它們的細胞能分泌氫氧化鐵,而是一望而知的細胞旁的氫氧化鐵的累积。企圖用和鐵細菌的生命活动沒有任何关系的物理化学的原因来解釋这种現象,就一定会使得“細菌学的研究,在比較不复杂的場合中显得極端地复杂化了。”(維諾格拉得斯基, 1922)

如果正是这样,那么要問,在維諾格拉得斯基(1888)第一个著作中早就明显地拟定了的正确途徑,在研究鐵細菌的时候这样快地失掉了,这是應該怎样解釋呢?根据我們的意見,这种脫离正确途徑和进一步犯錯誤的主要原因之一,乃是因为在这个領域中,最初的研究对象,選擇得有些不好。現在我們知道,維諾格拉得斯基用以實驗的厚鞘絲細菌,是屬於兼性营养性的鐵細菌的,也就是說,視情况之不同,有时能以利用各种有机化合物为其营养和呼吸物質,有时能以氧化重碳酸亞鐵和同化二氧化碳,也就是轉变为自营性营养方式。可是因为維諾格拉得斯基本人却認為他所研究的微生物乃是整个鐵細菌生理組的典型代表,莫怪看到了厚鞘絲細菌能以在不含重碳酸鐵的有机培养基上發育的莫立施,要怀疑自己的前輩結論的正确性了。同一微生物,視其周圍培养基組成之不

同,在其呼吸作用中,有时氧化有机物,有时氧化無机物,这个事实,看来莫立施並未想到,因为他甚至並沒有嘗試把他所分离出来的鉄細菌在純無机溶液中进行培养。

如果任何另外的一种,比如屬於典型無机質氧化者的嘉氏鉄柄桿菌,是最初研究鉄細菌的對象的話,那么我們不得不在以上的敘述中,十分詳細地加以討論的一切怀疑,反对和迷惑未必是可能的了。可能,我們現在,在鉄細菌組中最主要代表者的生理学方面,已拥有了比較确切而完全的材料。但是暂时还有極多的空白点需要在最近的將來加以填补。首先應該加以研究的是自然界中分佈最广的“赭菌”——赭色絲細菌的生理学。而李斯克關於嘉氏鉄柄桿菌的某些結論,也需要驗證,因为这位作者的許多具有重要意义的試驗之中,有个別的是值得引起怀疑(前面已經指出过了)的。而那些經常遇到的微生物,如纖叢絲細菌和多孢鉄細菌的生理学則完全沒有加以研究。

在用所有这些微生物佈置試驗的时候,“历史的教訓”是應該加以充分考虑的:必須根据維諾格拉得斯基在研究硝酸化細菌时所拟定的方法,从应用純無机培养基开始。正如我們所看到了的,李斯克在这方面所作的初步工作已經取得了許多無可置疑的成就。

第三章 鐵細菌在自然界和國民經濟中的作用

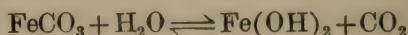
一. 自然界中鐵的轉化和鐵礦的發生

正如緒論中已經指出的,鐵屬於自然界中分佈最廣的元素。按照克拉克(Clarke, 1916)的總結,這種元素,根據其在地殼(直到大約 15 米深)中的含量來看,占第三位,僅次於鋁與矽的含量。它在岩石(組成我們的研究工作所能達到的這部分地殼的)中,可呈氧化性的,也可呈亞氧化性化合物狀態。氧化亞鐵在晶質岩(花崗岩,閃長岩,輝長岩)和海洋沉積岩中含量很大,而且在晶質岩中它是雜在矽酸鹽成份之內的;除此之外,在海洋沉積岩中,人們差不多經常可以發現碳酸鐵(菱鐵礦)。氧化鐵(多半是游離氧化物,但亦有部分呈矽酸鹽狀態)乃是所有上述岩石的固定成份。硫化鐵(白鐵礦,黃鐵礦)的分佈,同樣也是十分廣泛的。在量的方面氧化鐵稍次於亞氧化鐵:根據克拉克的報告,地殼的表層(至 15 米)含 3.39% FeO 和 2.69% Fe_2O_3 。

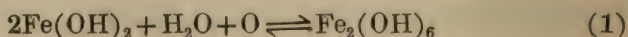
氧化亞鐵(上述岩石成份中所含有的)逐漸地溶解在常常含有大量二氧化碳的地下水中,並且和地下水一道被帶到地殼表面上來。除了二氧化碳之外,根據哈德爾的報告(1919),有機酸在鐵的溶解過程中也起一些作用(這些有機酸是由於微生物的生命活動而在土壤中形成的,並且隨着地下水浸至很深的地方)。但是這些酸的作用和二氧化碳的巨大作用比較起來是完全不足道的,甚至部分是成問題的。直到現在,無論如何都還不能夠證明,在鐵泉水中有有機酸的存在:根據已有的分析,所有其中之鐵只呈 FeCO_3 狀態,或者,確切一些說,是 FeO 的重碳酸鹽〔其組成至今仍不清楚,看來是符合於 $\text{Fe}(\text{HCO}_3)_2$ 公式的〕。

凡是含有重碳酸鐵的地方，水一旦和空气中的氧气相接触，立即开始 FeO 的氧化作用。但是在自然界中， Fe^{++} 和 O_2 之間的純化学相互作用是被一定的条件所制約的。只要仔細地观察，倒在敞开着容器中的新鮮含鉄質水所發生的变化，就很容易相信， FeO 之为空气中的氧气所氧化，只能在水的表面进行。水面很快地形成了一層很薄的薄膜来，由於在日光下分射，也就是發射出虹的五光十色，而惹人注目。驟然看来，这种薄膜好像是完全透明而無色的。但是如果把它从大面积收集成小塊，那么組成它的物質的銹黃色就变得很显明了。而形成普魯士藍的反应則又澈底地使我們相信，这种物質是氫氧化鉄了。

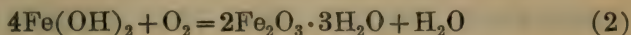
膜之下，較深的水層中，如果水呈靜水状态，而不能机械地和空气相混合，那就决看不出 FeO 有任何純化学氧化的痕跡。其故有二：第一，在沒有接触剂存在的时候，要使 Fe^{++} 的氧化反应进行得显著地快，就必须氧气的濃度很高。而在已記敘了的条件下，这种高濃度的氧气只有在和空气相接触的水面才有。第二，根据關於这种氧化作用的化学学說的近代概念，碳酸鹽 $[\text{Fe}(\text{CO})_3]$ 或重碳酸鹽 $[\text{Fe}(\text{HCO}_3)_2]$ 並不直接地被氧化，而氫氧化亞鉄 $[\text{Fe}(\text{OH})_2]$ 則直接遭受氧化，氫氧化亞鉄是按下列方程式，借碳酸鉄的水解而形成的：



正如上一章已經指出了的，这个反应是可逆的。如果溶液中的二氧化碳是过量的，那么按照質量定律，水解作用几乎停止，並且实际上所有的鉄都在溶液中呈重碳酸亞鉄状态。在这些条件下，正如李斯克 (1911) 所指出的，氫氧化鉄的形成作用就停止了。由此可以得出結論，空气中的氧气事实上並不是和碳酸鉄起反应，而是和氫氧化亞鉄起反应，而且这个反应可以按兩個方程式进行：



或



第二个方程式符合於所謂褐鐵礦的形成作用(褐鐵礦乃是自然界中分佈最廣的氫氧化鐵類型)。

天然鐵質水中經常含有大量的 CO_2 。因而，其中並無 Fe^{++} 的純化學氧化所必須的條件。但是這種情況並不阻止 Fe_2O_3 之在水面上形成：水面上的二氧化碳濃度，由於擴散進空氣中的結果，總是比較深的水層中的稍微低些。

但是在自然界中，正如我們已經不只一次地指出過的，在含鐵質的水的深處，氧的濃度低，二氧化碳的濃度高，是不利於 FeO 的純化學氧化作用的，但是在這裡 Fe_2O_3 的形成卻進行得很快。這個作用之所以可以在這裡進行，僅是由於有鐵細菌參加的原故。在顯微鏡下觀察剛剛形成的氫氧化鐵沉淀：它幾乎是純由這些微生物氧化性活動的定形產物所組成的，就很容易相信這種說法了。

由此可以得出如下的結論：(1)鐵細菌，大概，不只氧化氫氧化亞鐵，還可以直接氧化 FeCO_3 ；(2)這些微生物，看來是具有接觸性地加速 Fe^{++} 之轉化為 Fe^{+++} 的酶的，最後 (3) 在自然界中，鐵細菌進行着極其重要的生物化學活動，包括氧化巨量的氧化亞鐵(為地下水所帶至表面成功溶解狀態的)，和將其轉化為不溶性的鐵的氫氧化合物。

這三個結論之中，在這一章中，我們最有興趣的是最後一個，因為它對於鐵細菌在生物圈內鐵之循環上的作用問題，以及由於它們生命活動在國民經濟上所引起的某些實際後果問題，有着直接的關係。

為了弄清楚某一生理類型的微生物在自然界中的作用，首先必須確定它們的生物化學活動，怎樣影響於周圍的環境，怎樣影響於居住於周圍環境中的別的生物有機體。從這個觀點看來，各種不同的為鐵細菌生命活動所制約的現象之中，特別值得注意的有

兩個：1) 已溶解在水中的鐵的濃度的減小和 2) 該元素的不溶性氧化物的形成。說到第一個現象，那麼，無疑地，應該指出的是對於周圍植物羣和動物羣的影響。鐵之從溶液中沉淀，使得“恐鐵”類型（也就是說不能忍耐周圍環境中高濃度的鐵鹽的類型）可以發育。可惜，鐵細菌在自然界中的作用，從這個觀點上，還完全沒有研究過。

由於這個原故，必須指出，我們對於鐵細菌在土壤中的分佈和生命活動，直到如今還是什麼也不知道的。不容懷疑，在許多土壤中，特別是在酸性的、沼澤化了的、通風不好的土壤中，是不斷地進行着伴有氧化亞鐵形成的微生物學過程的。鐵的亞氧化性鹽類，從較深的土層（鐵的亞氧化性鹽類是在深層土壤中形成的）向上擴散，暫時並不和滲透到土壤里的空氣中的氧氣相接觸。於是這裡就造成利於鐵細菌發育的條件，以阻止鐵的亞氧化性化合物繼續散佈和引起鐵之從土壤溶液中沉淀成氫氧化合物。但是在通氣良好的土壤中，可能發生小而局部的基地，這裡占優勢的是嫌氣性過程，從而制約着氧化鐵的還原，制約着從這裡向各個方面擴散，隨後為鐵細菌所氧化的鐵的可溶性亞氧化化合物的形成。應用直接觀察土壤微生物羣體的方法（庫皮娜 Kubiena, 1932, 霍洛得尼, 1934），不難發現這些微生物是存在在各種土壤中的。盡快的研究這些微生物是現代微生物學的當前任務之一。

鐵細菌一面使土壤除去過量的鐵的亞氧化鹽類，一面減低它們的濃度，使達於最利於大多數高等植物的水平。同時這些微生物一面把可溶性的鐵的亞氧化性化合物轉化為不溶性的氧化性化合物，一面促使這種生活必需的元素之在土壤中建立經常的儲存，和防止它之被大氣降水所完全淋溶。

鐵細菌作為鐵的累積者或濃縮者，在該元素於地殼中的移動上具有極其重大的作用。由於它們在各種貯水池中這方面生命活動的結果而發生的沉淀，所含之鐵比起地下水從其中洗出其所含

有的鐵的亞氧化性化合物的那些岩石來，要多得多了。正如我們已經看到的，根據克拉克的說法，在這些岩石中 ($\text{FeO} + \text{Fe}_2\text{O}_3$) 總含量大約是 6 %。而作為鐵細菌氧化性活動的產物形成於自然界中的褐鐵礦，甚至含有大約 60 % 的這種元素。由此可見，自然界中不斷進行着的把鐵從地殼深層帶至其表面，並把它在表面濃縮成含金屬鐵量高的氧化性化合物的作用，是緊密的和鐵細菌的生命活動聯繫着的。

地殼中的鐵之從地球中心向其表面移動，以及從稀松的狀態變為比較濃縮的狀態（借助於鐵細菌而實現的），在人類經濟活動中具有巨大的意義。正是這些作用決定着可以開採並為工業上利用的鐵礦之在地殼表面沉積物中發生。鐵細菌（作為天然的鐵之濃縮者）之參與這些礦產的形成，現今已被大多數的、專門研究鐵礦產地起源問題的地質學家所承認了。這個涉及到作為地質學因素的鐵細菌活動問題，是值得比較詳細地加以研究的。

我們這裡所指的礦產，有着各種的名稱——按其所在地的性質，和部分地按其結構的特性而定：生草土鐵礦，沼鐵礦，湖鐵礦，草原鐵礦，豆狀鐵礦等。它們是由相當堅實的，有時是多孔的，具有各種不同色調的鐵銹色物質組成的，或則整層地（厚度和長度不等）層列在別的沉澱岩石層中，或則形成大小和形態極不一樣的單個結核——從圓豌豆的大小直到巨型結構，重 20—30 公斤以上。特別巨大的結核，則往往其來源至今不明的、具有寬窄不等並向各個方向蜿蜒的小管道和空隙的整個網系所貫穿。

所有這些礦石的無機組成是極其多样化的。它們的最主要的組成部分——氧化鐵，多半是其水化物：赤鐵礦 (Fe_2O_3)，水赤鐵礦 ($2\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$)，水褐鐵礦 (гётит , $\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$)，褐鐵礦 ($2\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$)，雙水針鐵礦 ($\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$)，三水針鐵礦 (лшмшит , $\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$)。 FeCO_3 以及鐵的矽酸鹽，磷酸鹽和硫酸鹽則呈為量不大的雜質狀態。也常有少量別的岩石、沙、粘土等的含有物。鐵的含

量变动於 40—70%。每种矿石的組成，显然是为它的年龄和發生条件所决定的。比較年輕的鉄沉淀中，含水量大的氧化鉄的水化物(双水針鉄矿，三水針鉄矿)占优势，而較年老者則含水較少，並且主要是由褐鉄矿組成的，有时甚至是由几乎無水的赤鉄矿組成的。

關於所有上述矿石發生的問題是不見得可以引起任何爭論的，因为这种过程在現代中，我們还是很容易觀察到的。

由氫氧化鉄組成的沉淀之在各种貯水池中沉积，乃是一种最普遍的現象，正如我們已經不只一次地指出，是鉄細菌氧化性活动的結果。这些微生物参与沼鉄矿和生草土鉄矿之形成的想法，首先是由爱倫堡(1836)所提出的。他只知道有一种微生物，能以累积鉄——含鉄嘉氏鉄柄桿菌 (*Gallionella ferruginea*)。因此爱倫堡 (Ehrenberg) 推測，上述鉄矿正是由这种微生物的遺体所組成的(他把这种微生物列为是“鉄甲鞭毛植物”，或矽藻)。根据他的意見这些“鞭毛植物”的壳(含有矽酸和氧化鉄)，是主要的形成沼鉄矿的物質。但是爱倫堡自己也了解，其他的微生物也能参与鉄矿的形成。在他的一个著作中(1836)我們發現有，關於他在泥炭沼澤地或其他場所看到的，赭黃色的松軟而容積龐大的沉淀的記載，根据他的看法，这种沉淀是由近乎嘉氏鉄柄桿菌屬 (*Gallionella*) 的微生物線体所組成的。看来这个記載就是描写(若干年后由扣蒂青格所發現的)赭色絲細菌 (*Leptothrix ochracea*) 皮鞘的团塊的。爱倫堡还在顯微鏡下研究了各种生草土鉄矿的标本，並且作出了結論，認為其中含有十分类似含鉄嘉氏鉄柄桿菌的結構。

維諾格拉得斯基(1888)發表意見道：“大家所知道的所謂沼鉄矿，湖鉄矿，生草土鉄矿等鉄矿的龐大沉积物，看来，是應該把自己的起源归之於鉄細菌的生命活动的。”

莫立施(1892, 1910a)也很詳細地討論了關於生草土鉄矿和其他鉄矿的發生問題。但是他所研究过了的 61 个(从不同地

点得来的)样品中,只有四个其中發現有鉄細菌的嘉氏鉄柄桿菌和絲細菌的遗体,所以作者得出結論道,尽管鉄細菌,無疑地,是参与生草土鉄矿的形成的,但是爱倫堡和維諾格拉得斯基却夸大了它們在这个过程中的作用。

關於莫立施的这个意見,查彼克(Czapek, 1905)正确的指出,生草土鉄矿中,缺乏很容易在显微镜下識別出来的鉄細菌的遗体,仍然不能駁斥爱倫堡和維諾格拉得斯基的假定。

其实,我們已經知道皮鞘和小莖(組成由鉄細菌所形成的沉淀的),逐漸地遭受着各种相当激烈的变化,能以把它們原来面貌完全地掩盖起来。在这方面,膠态氢氧化鉄(开始組成这些結構的)之轉变为結晶状态是具有特別重大的意义的,而且这种現象还伴随有和水分逐漸丧失分不开的純化学变化。沙尔勒尔(Schorler, 1906)在研究由嘉氏鉄柄桿菌的生長所引起了的自来水管中“鉄锈”形成过程时,断定,在最初仅仅由这些鉄細菌的小莖組成的逐漸积累的鉄锈沉积物中,随時間的加長而进行着“分子移动”。在“鉄锈”沉淀的表面开始进行氢氧化鉄的結晶作用,以导致形成,或者是相当規則的六角形小片,或者是一个結晶和另一个結晶联合成密实的塊狀体。在这兩種情况下,都是不可能在显微镜下區別出嘉氏鉄柄桿菌的線体来的。

根据沙尔勒尔的意見,这种观察可以使人設想到,其中从来没有找到过鉄細菌遗体的生草土鉄矿,畢竟是由於这些微生物,特别是赭色絲細菌的活动而發生的。

看来,莫立施應該是贊同这些結論的。至少,他在自己的第二个著作(1910a)中,是毫無反对意見地引用了沙尔勒尔的观察和結論,並且对这些观察和結論还附上了自己的意見:“我認為,自然界中,这确实是可能發生的事情。”

根据沙尔勒尔的观察可以得出結論,在解决關於鉄矿起源的問題时是决不能單純地依靠显微镜檢查的資料的。研究現代条件

下鐵沉淀的形成，可以獲得可靠得多的結果，因為不需懷疑，在旧地質學年代中，富有鐵的水里，也進行着同樣的現象。

莫立施(1910a)報告，他在自然界中研究了几百個這樣新形成的沉淀，發現其中有很多是找不到有任何鐵細菌的，而另一些則可以發現有相當大量的鐵細菌。根據這種觀察，他總結道，在沼鐵礦和生草土鐵礦的形成中，和細菌生命活動無關的物理化學現象要起一定的作用。

關於莫立施的這些意見必須指出，我們親自的觀察和別的作者的資料，都得出了完全是另一回事的結論來。比如高爾傑爾(1918)報告，根據他對於很多極其多样化的鐵沉淀的觀察，這些沉淀主要是，並且有時純然是由微生物沉淀的鐵和它們的遺體所組成的。我們在高爾傑爾著作的其他部分中還發現一個斷言，就是自然界中出現的氧化鐵沉淀的發生，在很大的程度內是有賴於鐵細菌的活動的。

親自作的觀察也使我們得出同樣的結論。在我們所研究過的各種貯水池中，我們從來沒有發現過那種，其中完全沒有鐵細菌或沒有其“代謝的定型產物”的鐵沉淀的大團塊，無論它是多大。大多數情況下，鐵細菌和其代謝產物乃是含鐵沉淀物的主要的甚至是唯一的成分。

上面記載的，對於敞開着的貯水池中，氧化亞鐵純化學氧化作用的觀察，也使我們作出結論，這個因素在旧地質學時代中，在鐵質沉淀以及從這些沉淀發生的沼鐵礦或生草土鐵礦類型的鐵礦的形成上，並不能起多大的作用。顯然，是從水中吸收鐵的亞氧化性化合物，在自己的細胞內把它們加以氧化，並向外分泌出呈膠態氫氧化鐵狀態的氧化產物的微生物的生命活動，在這個過程中經常是首要的主导力量。

莫立施(1910a)還指出一個促進溶解在天然水中的鐵轉變成不可溶性的沉淀的現象，根據他的意見，這個現象在鐵礦的形成上

可以起一定的作用。大家都知道，很多水生植物是能以自己的綠色器官，特別是葉子的表面，堆積大量的碳酸鈣的。普英格斯赫姆(Pringcheim, 1888)和赫薩克(Hassack, 1887)証明，這種作用只能在陽光下進行，並且是因果性的決定於二氧化碳同化作用的。根據赫薩克的意見，這種現象的主要原因之一在於，光合作用下的植物分泌游離鹼，鹼和周圍溶液中部分二氧化碳相結合，遂引起溶液中 CaCO_3 的下沉。赫薩克試用別的鈣鹽： $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, CaSO_4 , CaCl_2 , $\text{Ca}(\text{CH}_3\text{COO})_2$ 作實驗來証實這種假定。在0.1%的上述鹽類溶液中，*Chara* 的細胞披有一層 CaCO_3 ，根據作者的意見，只能用鹼性分泌物的分泌作用來加以說明。

“如果是這樣——莫立施(1910a)寫道——，而我不認為，可能提出什麼樣的反對意見來，那麼自然地會認為，由於鹼金屬的碳酸鹽的分泌作用……鐵的化合物就必然要從溶液中沉澱下來。”

稍晚莫立施(1910b)確實証明了，被置放在重碳酸亞鐵溶液中的水生植物之表，披有一層鐵的氫氧化合物。為了說明這種現象，他又一次地採用了同化作用的綠色植物的鹼分泌理論，同時引証了克列布斯(1886)著名的實驗(克列布斯看到，藻類的雙星藻(*Zygnema*)線體在日光下可以引起弱的酚酞溶液的發紅)，還引用了克列布斯(Klebs, 1886)和赫薩克的說明，即如果依次地把藻類沉在弱檸檬酸鐵和黃血鹽的溶液中，可使藻類膜中形成普魯士藍色，而後把這些染成淺藍色的植物放在日光下，那麼普魯士藍溶解，細胞膜又變為無色。

關於所有這些實驗，應該指出，其中任何一個也不能証明水生植物之綠色細胞在日光下是可以分泌游離鹼的。克列布斯(赫薩克和莫立施為論証自己的觀點都曾引証了他的話)說明他所記載的現象——酚酞溶液的發紅和普魯士藍之消失——並不是鹼性分泌物的分泌作用，而是由於在日光下藻類同化了部分的重碳酸鹽中之二氧化碳，結果在其周圍的溶液中形成了鹼性的化合物。

至於說到赫薩克用各種鈣鹽所作的實驗，那麼在這些實驗中發現的 CaCO_3 的形成可以解釋成是植物細胞吸收這些鹽的離子的速度不一樣：陰離子的吸收較快隨着在溶液中有 Ca^{++} 離子的累積，而鈣離子則和水中的游離二氧化碳作用，以形成碳酸鈣，沉積於植物的表面。

讓我們回過頭來討論一下，高等綠色植物在鐵礦形成中的作用問題。

自然界中的觀察說明，氫氧化鐵之在水生植物之表沉積，絕不能視為是正常而普遍的現象。在量的方面，如是所形成的氫氧化鐵之量——和鐵細菌所分泌的氫氧化鐵之量比較起來是微不足道的。除此之外，必須注意，沉積在水生植物表面的氫氧化鐵，不可避免地它們死后（在植物遺體分解的時候），要進行還原並重新溶解在周圍的水中的。相反地，在組成鐵細菌的皮鞘和小莖的沉積中，通常只含有極少量的有機物，因此這些沉積物中所含的氧化鐵，可以相當長期地在其中保存其不變化的狀態。

這樣一來，我們可以得出結論，在可以參與鐵礦之形成的各種因素中，鐵細菌的活動，無疑地具有最重大的意義。

很多從事於研究鐵礦起源的地質學家卡葉 (Cayeux), 1916; 格魯納爾 (Gruner), 1922, 1924; 斯維達利斯基 (Свитальский), 1924; 維爾納德斯基 (Вернадский) 等都抱有這種觀點。可惜，莫立施和其擁護者對於鐵細菌生化功能本質的不正確的見解，已經貫穿進了地質學文獻中，特別是國外的，並且在文獻中打上了烙印。作為一個例子，讓我們簡短地說一下格魯勒爾關於密納蘇達（北美）州大湖地區沉積鐵礦起源的理論。鐵礦的沉積物在這裡佔據有大約 10,000 平方哩面積，平均厚約 330 呎。其中鐵的含量是 25%，金屬的總量達 $2 \cdot 10^{12}$ 公噸。

正如格魯納爾推測的，在上震旦紀（Верхне-Гуронское время），北美大部分的陸地都披有玄武岩或其他含有鐵的（呈火山凝灰石

和噴灰狀態)火成岩。大陸上的氣候是潮濕的。茂盛的低等植物羣體促進了上述岩石的快速分解。在這些情況下,很多鐵(Fe^{++})都變成了溶液。在含有有機膠體的水里,它可以長期地保持不變,甚至是在氧化區域之內。同樣矽酸也大量被溶解。有機質含量高的河水將鐵和矽酸帶入大海中。

格魯勒爾認為他所研究過的礦產中所含有的鐵的化合物是不能在淡水貯水池中形成的。

被帶至海洋中的鐵和矽酸的膠態溶液,在藻類和細菌的作用下,在這裡進行分解作用,藻類和細菌在自己的生活過程中消耗有機物質,而無機質——矽酸和鐵——則用以構成自己的細胞膜和皮鞘。部分的鐵和矽酸墮落而為沉淀,不依有機體的生命活動為轉移。

在新形成了的鐵質沉淀物被埋在別的水成岩下以前,組成這些沉淀物的無定形物質遭受了不只一次的重大的改變。在一些地方它重新溶解和擴散,而在另一些地方重新下沉為沉淀,並且同時進行着部分鐵的氧化與還原。大部分有機質在這個時間之內完全被氧化成二氧化碳。被深埋着的無定形礦物質則作為形成含鐵質的角岩-鐵大燧岩(роговика-таконита)的物質——大湖地區鐵礦之主要組成部分。

在參與格魯勒爾所記載的鐵的沉淀過程的微生物之中,根據這位作者的意見,鐵細菌具有最主要的作用。但是應該注意,格魯勒爾在鐵細菌這個名稱之下,糾合了許多極其多样化的微生物,它們可以引起鐵之從溶液中下沉,而無視鐵在溶液中是呈什麼化合物狀態,也無視鐵在該微生物的代謝作用中起不起什麼作用。正如已經指出的,格魯勒爾認為主要是腐植質酸(對鐵起保護膠體的作用)的有機質之被細菌所分解,乃是鐵沉淀的直接原因。

格魯勒爾報告,他在研究鐵質角石礦的薄片時,發現其中有無數的低等藻類,線狀鐵細菌和短桿菌的遺體。從附在他的著作中

的显微照片上,人們确实可以看出有各种厚度的線体;其中有些和絲細菌 *Leptothrix* (*Chlamydothrix*) 屬中鐵細菌的皮鞘相似(作者本人把这些線体算作是絲細菌)。

但是假如在薄片中所被發現的線狀类型,是真正屬於絲細菌屬的話,那么这將和格魯勒尔所研究的鉄矿之在海洋性(集水区)之底形成的假定相抵触,海水中直到現在仍沒有發現本屬細菌的任何一种代表。所有我們知道的絲細菌(*Leptothrix*)中之各种都是典型的淡水居住者。正如我們已經提起过了的,海水的微鹼性反应,乃是海水中鉄細菌發育的严重障碍。格魯勒尔本人終於被迫承認,他不相信大湖地区鉄矿的海洋性的起源。

有趣的是,根据斯維达利斯基(1924)的材料,在克利沃罗日斯克(Криворожск)矿产地区中,鉄質石英岩的沉积物具有透鏡形态。在这方面它們是很像第涅泊尔流域比較年輕的沼鉄矿的沉积物的(關於第涅泊尔沼鉄矿的沉积物我們上面已提起过了)。已經指出的事实可以視為是克利沃罗日斯克矿产的淡水性起源的間接証据。斯維达利斯基認為鉄細菌参与这些矿产的形成是完全可能的。

不容怀疑,氫氧化鉄(由於鉄細菌生命活动和各种其他原因,每年从溶液中下沉的)总量之中,只有一部分長时期地保持着沉淀状态以形成鉄矿的基础。

自然界中除了鉄的氧化和沉淀作用之外,还进行着絕對相反的,鉄化合物的还原和溶解作用。大家知道,在活有机体参与下,在地球表面进行的一切化学变化,都具有循环性。只有这样,生命才可以在像我們行星(根据化学观点)这样閉塞的系統中不停地保持和繼續下来。直到現在,在自然界物質轉化的一般規律中我們还不知道有任何一个例外。这种規律普及於一切組成生活物質的元素,或在各种与生命不可分割的化学現象中被其所吸收的元素,其中包括鉄。

在闡說鐵細菌生態學一節中，我們在說明關於第涅泊爾河灘地貯水池中鐵的亞氧化性化合物的來源時，熟悉了一個具體的，鐵的相反方向的化學變化的例子。這些循環性作用，在無比宏大的範圍內，不停地在整個地球生物圈中實現着。上述作用的總和構成了自然界中鐵之轉化，它包括着生物有機體生活必須的大量的鐵。鐵細菌在這種整個行星範圍內發生的現象中所起的作用是極其巨大的：正如我們已經看出的，在鐵的亞氧化性化合物的氧化上，在它的氧化物之在地殼一定地點的濃縮上，首要功能都是由這些化學活潑性極高的微小的生物來完成的。

二. 鐵細菌的經濟意義

作為鐵的累積者和氧化劑，鐵細菌的活動並不總是伴隨有有利於人類的後果的。 Fe_2O_3 的累積和分泌過程，正如我們已經知道的，乃是鐵礦形成的主要原因，而正是這個過程，有的時候卻對於人類經濟活動的某些方面有有害的影響。正是這些情況吸引了研究工作者們對於這組微生物的注意。

我們早已指出，由於鐵細菌之在自來水管中大量出現，世界各國某些大城市的給水工程往往被破壞了，現在仍然破壞着，鐵細菌在水管中出現，就伴隨有相當厚的一層“鐵銹”在管壁上沉澱，大大地減低了自來水經的流通性能。個別情況下，其較窄的部分甚至完全阻塞，以至使水不能流過。

但是，像這樣的在自來水管中形成的物質，和真正的鐵銹是並無共同之处的，也就是說，它不是水管金屬鐵和溶於其中的氧氣之間相互發生簡單的化學作用的產物。沙爾勒爾（1906）在研究德烈茨金自來水管的同時，証明了直徑10厘米的水管的內部表面，30年內所積的“鐵銹”厚達3厘米，但仍然完全無損壞：這些管內的黑色瀝青層甚至完全保存（為了預防水的腐蝕作用往往從水管里面塗上一層黑色瀝青）。可見復蓋在這些管子內部表面的“鐵銹”

是完全由於溶解在自來水中的鐵化合物而形成的。根據沙爾勒爾的資料，德烈茨金自來水含有總共 0.2—0.3 毫克/升的鐵，這樣極微量的鐵，足夠使管子在 30 年內從里面封上一層厚約 3 厘米的氧化鐵的堅實沉淀，相當於每年增長 1 毫米。

鐵的這樣強烈沉淀作用沒有接觸性作用因素的參加似乎是不可能的。而事實上，研究工作已經證明，自來水管中“鐵銹”層的形成總是和鐵細菌的生命活動密不可分的。什麼樣的鐵細菌在此起首要的作用——主要是決定於自來水的化學組成。如果水中含有多量的有機質，那麼往往是絲細菌和鐵細菌 (*Crenothrix*) 占優勢。在怕日的自來水中（來自夫爾大夫河），富有腐植質化合物，莫立施所發現的就是這些類型。此外，也很頻繁地發現植物狀花囊鞭蟲 (*Anthophrysa vegetans*) 集落的小莖。

沙爾勒爾在德烈茨金自來水中只看到有嘉氏鐵柄桿菌。如眾所知，這種鐵細菌是喜愛幾幾乎不含有有機質的水的。基輔在本世紀的二十年代，城市供水專門來自自流井，則嘉氏鐵柄桿菌和鐵細菌將是自來水管中的通常居住者。科爾克維茲 (Kolkwitz, 1909) 也指出自來水中的微生物羣和水中所含有機物質之間的緊密關係：在缺乏有機化合物的水中，他看到是嘉氏鐵柄桿菌占優勢；而在富有有機質的水中則主要是絲細菌。

根據沙爾勒爾和別的作者們的意見，“鐵銹”在自來水管中形成的時候，首先在它們壁上出現的是單個的鐵細菌集落，它們增大起來相互融合，最後整層地披蓋着管壁。隨到這層鐵銹厚度的增加，它的較深的外圍部分遭受到逐步的改變。正如已經指出了的，氫氧化鐵從膠體狀態轉變為結晶狀態，而且鐵細菌小莖和皮鞘的遺體逐漸喪失原有的形態，最後變得在顯微鏡下完全沒有辦法加以識別。

大量鐵細菌和它們所分泌的氫氧化鐵之在自來水管中出現，不僅減低了整個給水系統的流通性能，並且往往使水質變壞。水

流使氫氧化鐵小塊和鐵細菌線體從管壁脫離，使水龍頭水混濁不清。混濁量大時，水即不適於飲用，洗濯，甚至不適作某些工業之用。莫立施(1910)記載了一個有趣的例子，由於水被鐵細菌污染的結果，一個大的造紙廠就不能出產純白等級的紙張，因為水中含有的極小量的氫氧化鐵使之具有清楚的黃色。

自來水管中“鐵銹”大量沉淀時，管徑有時縮小，以至必須用新管來代替舊管。也可以應用各種機械清潔法，除去管子的鐵銹。為了這個目的值得提一下諾瓦特所想出的儀器(圖39)。儀器之最主要部分是由幾個圓柱形的或橢圓形的金屬體組成的，金屬體是由活動“關節”相互接連起來的，並且配備有各種用以刮去鐵銹的切削面、刀子和銷釘、以及螺旋管。整個這種結構嵌在一個用於清除的管中，並在此進行快速旋轉和前進運動。這種運動的力源，或是水本身的流動(如果水壓足夠大的話)或是壓縮空氣。水(或壓縮空氣)擠壓在螺旋面上引起了旋轉。按隨着管壁鐵銹的清除，儀器便沿着管子向前逐步推進。為了調節工作的進行，如果必要，可將儀器拉出，連結以纏繞在鼓形輪上的細而結實的錨繩。利用這種裝置，1905年在德烈茨金(Дрезден)一小時內，清除了1,000米長

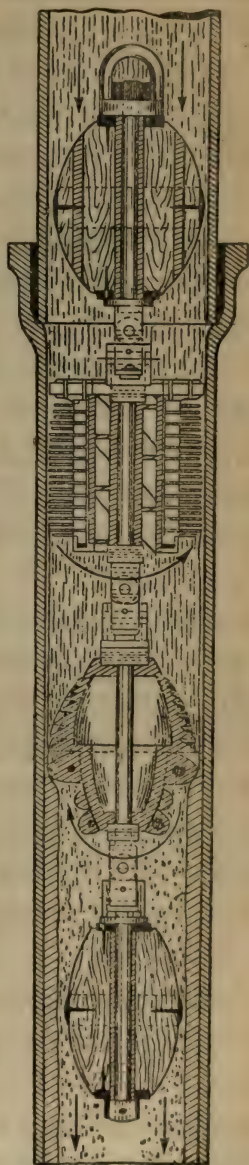


圖 39 諾瓦特氏儀器

的 10 厘米管子內的鐵銹。

防止阻碍水管流通的鐵沉淀之在自來水中沉积的最合理办法,應該認為是在水進入給水網之前,從水中排除形成這種沉淀的化合物。為了除去氧化亞鐵,應使水在一定的時間內和氧氣充分的作用,加壓力讓空氣呈小氣泡狀通過水,以保證最好的通氣條件。

正如我們所知道的,要把同樣也累積在鐵細菌〔厚鞘絲細菌(*Leptothrix crassa*),多孢鐵細菌(*Crenothrix polyspora*)等〕皮鞘之內的錳(部分代替鐵),從水中排除掉是很困難的。在多孢鐵細菌——自來水管中的通常居住者——的皮鞘內,錳有時甚至比鐵為量還多。根據李斯克(1926)的報告,在一個德國大城市中為了除去錳,使水預先流過大的沙質濾器(充滿有以多孢鐵細菌占優勢的鐵細菌的活躍培養)。濾器內的細菌便從水中吸去所有的錳,以致它們以後要在自來水管中依賴於錳的亞氧化物繼續發育,就將成為不可能的了。

鐵細菌所引起的,氧化鐵之在水电站壓力吸水管內壁沉淀,根據瓦爾塔澤洛夫(Вартазаров, 1950)的意見,足以使壓力從計算數字減低達 12—13%,並且伴有發電量之大量損失。為了從直徑小的(500 毫米以下)給水管中除去“鐵銹”層,可以應用和上面記載的諾瓦特氏儀器相似的聯動機,而對於直徑大的給水管——則使用電動機旋轉的銑刀和鋼毛刷。在格魯吉亞蘇維埃社會主義共和國的水站中,鐵皮之在給水管中形成乃是極為普遍的現象,防止這種現象具有極其重大的實踐意義。

* * * *

如眾所知,礦質泉中天然含鐵質水往往是用在治療上的,其中所含之鐵主要是,甚至完全是呈亞氧化鐵的重碳酸鹽狀態。這種化合物甚易為人體所接受,並且不會引起那些像使用各種人工配制的鐵的制成品時,所時常發生的不良的後果。可惜,所有天然含鐵質水都具有一個壞的特性,它大大的局限了它們的應用:它們是不

稳定的,因而是經不住長時間的保存的,也經不起輸送。甚至倒在緊密封起了的瓶中,这种水也会很快地失去鉄(从溶解中下沉为氫氧化物状态)。之后,水即自然地失去了本身的医疗作用。

正如阿德勒尔(Adler, 1904)所指出的,这种鉄之下沉为沉淀的过程是具有純生物化学特性的。如果把任何一种防腐劑加至含鉄水中,或者用适当加温的办法把它加以慎重消毒,那么鉄之下沉虽不致完全停止,也可稍稍減緩,只有經過很長的時間之后,才可以發現有勉强可以看得出的沉淀形成。同时弄清楚了嘉氏鉄柄桿菌乃是这种作用的主要媒介。这种微生物是阿德勒尔所發現的,几几乎所有他研究过的具有医疗价值的,無机鉄質水中都有。

人們提出了很多增加天然鉄質水的穩定性的各种方法,但是它們都(包括消毒作用)由於某种原故而不能达到目的。最有意义者——从理論和实践观点出發——乃是阿德勒尔(1935)在捷克斯洛伐克拟出的方法。因为鉄細菌的活动只有在有游离氧气存在的时候才可以,所以作者建議把这种气体完全从鉄質水中除去。为此,他建議,在每个剛加过水的瓶子中,在其封塞之前,裝上呈螺旋狀的金屬線。阿德勒尔試驗过了的金屬之中,最合适的乃是銅和銅的各种合金。这样在弱酸环境中(無机的鉄質水由於其中有游离二氧化碳的存在,故是微酸的),便开始排出呈新生态的氫气,同时由於銅在电化族中接近重金屬,故生成之新生态氫为量極少。分泌出的氫立即和氧气化合,形成水,之后活化氫又可繼續生成。这个作用直到一切游离氧消失后才停止。

阿德勒尔(1935)的試驗証明,用这样的方法处理过了的水始終透明,並且在 200 天以上的時間內,不丧失本身的医疗性能。从銅螺旋線轉入溶液中的銅量甚微,完全不影响水質,亦不碍及其使用。

阿德勒尔忽視了一个从理論上来看很有意义的情况。大家知道,有些金屬,包括銅,是具有抑制細菌的作用的。有可能,在阿德

勒尔實驗中，轉为溶液的那樣微量的銅，虽完全無損於人体，但對於鐵細菌却完全不同了，即使是在沒有游离氧存在時也可以麻痺鐵細菌的生命活動。在這方面還應該繼續進行研究。

第四章 对論述鉄細菌之較新著作的簡評

在这一章中我們要討論到一些闡述鉄細菌的著作，它們主要是在最近 25 年內發表的，並且由於這些或者另一些原因是值得特別注意的。

* * * *

莫立施在 1925 年發表了自己觀察“鉄生物”的結果(這些觀察是他在日本居住的 20 年漫長時期內所進行的)。這個著作的一部分是闡述鉄細菌的。

果然不出意料，莫立施在日本找到了几几乎所有的，早已在歐洲和美洲發現了的鉄細菌菌種。在這個國家中，赭色絲細菌和嘉氏鉄柄桿菌分佈得特別廣泛。附生植物之中，還常常發現有忒氏鞘鉄細菌和缺絲細菌；褐色假枝鞘細菌則稍為比較少些；至於在歐洲很普通的多孢鉄細菌，則一次也沒有被莫立施在日本找到過。

有趣的是，莫立施這次所記載的名為褐色假枝鞘細菌類型，和他以前（莫立施，1910a）所記載與描繪的那種類型是顯然不相同的，很多方面倒是和厚鞘絲細菌顯然相似。因此不能不承認一個事實，就是褐色假枝鞘細菌作為一個獨立菌種來講，在自然界中是不存在的。

根據莫立施意見，赭色絲細菌在稻田水中繁殖得特別旺盛，數量上，超過所有別的鉄細菌菌種。因為在日本這些稻田施肥很多，所以掩蓋着稻田的水就“含有十分大量的有機物質，使上述鉄細菌獲得了好處，以加速其繁殖。”根據莫立施的意見，這就証明了他以前的材料，按照這個材料講來，衣細菌屬在沒有有機物時是不能很好地生長的。

根據莫立施這種意見，應該想起，只有厚鞘絲細菌（莫立施在

我們引証过著作中和在以前一样，总是把它和真正的赭色絲細菌混为一談的)，是喜欢居住在含有有机質的水里的。相反的，在自然界中赭色絲細菌則通常出現在有机質很缺乏，甚至完全不含有有机質的水里。誠然，莫立施再一次引証實驗室的試驗，証明：“如果加許多腐敗植物遺体到水中去，某些鐵細菌就开始繁殖得特別茂盛，”但不要忘记，这些有机殘余物主要是为鐵的氧化性化合物的还原，和形成鐵的亞氧化性化合物（對於鐵細菌起呼吸基質的作用）所必需的。

莫立施在同一篇論文中断言，對於任何一种鐵細菌來講，純自營性营养都还没有証明。根据莫立施的意見，李斯克用螺柄細菌作的試驗是需要驗証的，“因为从那个时候起霍洛得尼已經証明，螺柄細菌——就正是嘉氏鐵柄桿菌，而嘉氏鐵柄桿菌又不是別的，而是，大概和鞭毛虫类似的有机体的含鐵殘骸。”

無須說明，我所获得的有关嘉氏鐵柄桿菌的純形态学資料，無論在任何程度上，和李斯克（1911）的結論都是不相抵触的。如果李斯克未能在自己的培养中找到嘉氏鐵柄桿菌的細胞，那么这只是因为他在顯微鏡下观察的是，往往不含有这种鐵細菌的細胞，而是純由鐵細菌所形成的小莖所組成的老的沉淀。

如果說既然根据形态学观察还可以得出一些有关嘉氏鐵柄桿菌生理学的結論的話，那么很可以說，我所肯定了的事实正是証明了李斯克的結論。其实，一望而知，这种微生物，由姊妹細胞所形成的同一集落的所有分枝，总是具有同一的長度。我們認為，这种显著的事实首先是由於每个嘉氏鐵柄桿菌細胞为了把自己的体質增加一倍，以达适合於分裂阶段的大小，需要一定量的能量。但因为这种微生物只能利用氧化亞鐵为其呼吸基質，而不能同化这种或那种有机質，因此很显然，它在兩個順序的分裂之間，总是氧化同量的 FeO ，並且相应地分泌严格定量的 Fe_2O_3 。如果嘉氏鐵柄桿菌細胞可以利用有机物，並且能在呼吸过程中氧化它們的話，那

么在氫氧化鐵的分泌和細胞生長之間的这种不变的比例就不見得可以看到了：它將随着周圍溶液中有机物之質和量而变化。

莫立施同时还估計，由於进一步的研究，很可能会产生把嘉氏鐵柄桿菌归入鞭毛虫类的必要性。嘉氏鐵柄桿菌和某些集落型鞭毛虫类显著相似的这个事实，当时我已經發現了（霍洛得尼，1924a）。但是我远沒有想到，以后要把它列入鞭毛虫类。我觉得这是不可能的，因为所有我希望在嘉氏鐵柄桿菌方面找到鞭毛的實驗都沒有成功。細胞的微小，特殊的形态，以及分裂的方式，無疑地，都可以說明，在我們面前的乃是真正的細菌而不是具有較高級組織的原生动物的代表。

莫立施在日本觀察到了大量的纖叢絲細菌的皮鞘遺體。莫立施不知道關於这个类型我已經描述过了（霍洛得尼，1924b），他給它另一个名字——*Toxothrix ferruginea*，因而这个名字大概要算是同义語了。

莫立施只在稻田中老的鐵質沉淀里找到旋轉絲細菌的皮鞘。所以不用奇怪，这种微生物的細胞被他忽略过去了。指出这个事实的同时，作者推測道，他所發現的結構，也許就是細胞的分泌产物，而細胞（和嘉氏鐵柄桿菌一样）只位於鐵質線体之頂端，对“骨骼”稍加震动便很容易和線体分开，如有时在花囊鞭虫（*Anthophyssa*）方面所看到的一样。我們已經了解这等推測是怎樣的不符合实际情况。它再一次地証明，只根据一个鐵細菌“代謝作用的定型产物”的研究就作出關於分泌它們的細胞的結論該是多么危險。

在闡述鐵細菌一节的結束語中，莫立施报导，在日本的鐵質热温泉中，他时常找到線狀的、不分枝的、厚 $0.4-0.5\mu$ 的細菌，其線体共同形成坚实的薄膜或小簇。这种类型的勉强可以看出的皮鞘，有时由於鐵累积的結果染成褐色。作者把这种类型叫作嗜热衣細菌（*Chlamydothrix thermalis*）。應該指出，莫立施早在 1897 年就已經在日本鐵質热温泉中發現了形成小簇的同一种細菌的線狀

类型,並且將其算作是鉄細菌,認為它是近似赭色絲細菌的。

如果三好學 (Miyoshi) 和莫立施 (Molisch) 發現的类型,被証實了確是屬於鉄細菌的,那麼這組細菌之中的第一個嗜熱細菌便被肯定了。

* * * *

大家熟知的名為嘉氏鉄柄桿菌和螺柄細菌的結構,正如早就提到過的,長時間的被認為是兩種不同的微生物。上面已經引証了某些論據,贊同無論是螺柄細菌的寬帶狀小莖,或是狹的線狀嘉氏鉄柄桿菌,都可能是該微生物的生命活動的產物 (霍洛得尼, 1924a, 1926a)。在這個基礎上我建議取消愛立斯 (1910) 所確定的螺柄細菌一屬,而把一切我所記載的新型鉄細菌,就是細胞位於螺旋狀纏繞的小莖之頂的鉄細菌,都歸入愛倫堡 1836 年即已確定的名為嘉氏鉄柄桿菌一屬中去。

但是,有些作者認為這個問題是不能解決的。李斯克 (1926) 首先對“螺柄細菌和嘉氏鉄柄桿菌是否真正是同一種生物有機體”表示懷疑。克魯義福爾和凡涅爾 (Kluyver und van Niel, 1926), 布特開維契 (1928) 等也都表示有同樣的意見。“我們懷疑——克魯義福爾和凡涅爾寫道——霍洛得尼是否正確,他假定,他所記載了的有機體也是和典型嘉氏鉄柄桿菌線體的形成是相同的。”

為了弄清楚這個問題,首先必須確定,“典型嘉氏鉄柄桿菌”應該怎樣理解。如果我們請教任何普通微生物學教科書,我們就可以在那里遇到指示,嘉氏鉄柄桿菌具有“頂端交織着的髮針”狀,也就是好像把線體折成兩半,其一半圍繞着另一半螺旋狀纏繞 [參閱, 比如, 歐美涼斯基 (Омелянский), 1926; 李斯克 1926]。當說到典型嘉氏鉄柄桿菌線體時,所有上述作者所指的正是這種类型。

但是,弄清楚第一個記載這種鉄細菌的愛倫堡本人所看到的是些什麼,將是很有意思的。這裡我從他的有名著作“鞭毛蟲類是完全的有機體” (“Die Infusionstierchen als vollkommene Or-

ganismen”)(1838)中引証了这位作者的原始插图(圖40)。在原著(21表,圖3)的圖中,嘉氏铁柄桿菌線体完全染成淺褐色,並且从說明的文章中看出,是在放大800倍的条件下繪出的。为了有把握的解决上面所



圖 40 含鐵嘉氏铁柄桿菌(*Gallionella ferruginea*)(根据爱倫堡)

提出的問題,看一下这里所轉載的圖就够了:不容置疑,爱倫堡所研究的那些寬帶狀螺旋形纏繞的結構,72年之后又被爱立斯(1910)“再度發現”了,並且被他在一个新的名称——螺柄鉄細菌(*Spirophyllum ferrugineum*)之下加以記載。

在爱倫堡著作的插圖中,有些嘉氏鉄柄桿菌的線体被繪在勉强可見、而事实上是不存在的皮鞘之中。不必怀疑,作者在这种場合中看到的是純光学現象:只要回想一下,在他的那个时代,接目鏡是多么不完善,当时尚不能消除的色的光行差現象是如何地影响了显微鏡的觀察。还有作者繪制这些皮鞘时那种动搖不定:一些線体周圍有皮鞘,另一些線体周圍則沒有,也証明这种推測是合理的。

这样一来,可以肯定,爱倫堡在以嘉氏鉄柄桿菌这个名称描述他在鉄質水中所發現的微生物时,研究的是后来获得了新的名字含鉄螺柄細菌的那种类型。事实本身就有了足够的理由,把后一个名称当作是个毫無根据的同义字,从微生物学命名法中除去。

但是可能要問,后来典型嘉氏鉄柄桿菌被記載和繪圖成“頂端交織的髮針”是怎样开始的?

應該指出,每一片新形成的嘉氏鉄柄桿菌(*Gallionella ferruginea* Ehrb. = *Spirophyllum ferrugineum* Ell.) 小莖团塊之中,除了寬的單个的菌帶之外,还經常發現有成对的小帶(由兩個較窄的,一个依附在另一个旁边的小帶組成的)。我們已經討論过了(59頁)

它們的起源問題。格利費斯(Griffith, 1853)第一个注意到了这个細節。他是完全錯誤地概括了这个現象。断定“每一个線体是由兩個相互交織的纖維組成的,形成平的复合的螺旋”。不过附在他的論文上的圖画中,仍然是繪着如爱倫堡所繪的一样的寬帶集团。

但是徹底地把關於嘉氏鉄柄桿菌形态学問題搞糊塗了的不是格利費斯而是米古拉(1897)。他早就已經把这种細菌專門繪成是全長厚度相等,有时單个,但更頻繁的是成对,成功“頂端交織的髮針”狀的細帶了(从那个时候起就一直在一切教科書中通用了)。必須指出,这位作者的一切結論,都是根据研究一个唯一的在他手中有的,並且是在著作發表前十年內制备的标本而作出的,作者本人也承認,他的結果是有缺点的。別的作者,比如舒森顧特(Suessen-guth, 1927)的觀察,确証米古拉所記載和描繪的線狀类型有时是确可發現的,但是,这無疑地乃是極其稀有的現象。舒森顧特指出,在他的材料中,極大多數的線体总是和表示螺柄細菌的繪圖相符合的。

尽管我从各种不同的鉄質水中所檢查到的沉淀是極其多样化的,可是米古拉所記載的类型(其一端帶有圓圈)却始終沒有遇到过。因此我以为,米古拉和格利費斯一样,只是忙於概括某些自己偶然的觀察,我也以为在他的材料中远不是所有的線体都是具有他所記載了的結構的。關於这点通过他的著作的某些地方是可以理解到的。“無論如何——我們从他的著作中讀到——兩個組成的線体从来也不聯結得十分緊密,有时它們之間甚至还存在有相當大的空着的地方”。显然,在大多數情況下,兩個“線体”聯結得如此之緊密,以致觀察者覺得是聯成一個整體的;試問,這些結構和邊緣稍稍變粗了的螺柄細菌菌帶之間的差異在什麼地方呢(它們很容易被認為是獨立的線体)?

所有的說明都使我們得出結論,爱倫堡首先記載的,确实是廣泛分佈於自然界中的典型嘉氏鉄柄桿菌,形成的是帶狀的螺旋狀

纏繞的小莖，而絕對不是好像“頂端纏繞的髮針”的線狀的。后一种类型的小莖显然很少見，如果說总有什么地方可以大量發現的話，弄清楚其起源与細胞（分泌小莖的）發育史的关联，可能是很有意义的。

有时，即在細胞分裂之后不立即分散成大的角度的条件下，呈两个交錯線体形狀的小莖是可由嘉氏鉄柄桿菌的年輕細胞形成的。甚至線圈之在頂端形成也易於从这个观点来加以解釋：可以假定，折損处恰恰是發生在两个交錯的細子枝固着在較粗的母幹的地方。

但是，还有可能，这种稀有形态的小莖是嘉氏鉄柄桿菌屬中，目前尚不知道的某种鉄細菌的分泌产物。關於这一点在較新的論鉄細菌的文献中，我們已經受到一些啓示。比如派克（Pákh, 1926）在自己論匈牙利鉄細菌的論文中，就把嘉氏鉄柄桿菌繪作典型的帶有小圈和絞着的小枝（位於每个細胞頂端的）的髮針狀。不过我以为派克的观察是錯誤的。由於达而夫教授的热心帮助，我得以有机会檢查了一下派克在他的實驗室中所研究过了的材料，我相信，那里的嘉氏鉄柄桿菌屬具有一般的形态。看来派克（1926）把帶狀小莖变粗大的邊緣看作是独立的線体了——这是一个錯誤，無疑地某些別的研究工作者也陷入这个錯誤观察中了。

B. C. 布特开維契（1928）在論北海鉄細菌的工作中，还提到貝卡尔海的一种类型的嘉氏鉄柄桿菌，他常常有机会在这种細菌方面，观察到“線体的圈狀弯曲，和这样弯曲了的線体頂端的相互纏繞”。布特开維契把这种类型分成特別的种，名之曰 *Gallionella tortuosa*。在附在著作中的显微照相上，这些小莖呈絞着的髮針狀，可惜，沒有加以描写。

鉄細菌之所以吸引研究工作者們的注意，主要地是本身的惊人的分泌能力，分泌大量的氫氧化鉄成功不同性質的定形結構（皮鞘，小莖等），其中完全沒有細菌的細胞。除此之外，因为这些結構

要逐漸地遭受到各種的“形態學上的改變”(與膠體化學作用有關的),例如變粗大,被疣瘤所復蓋,交錯等等,所以不必奇怪,很多鐵細菌的研究工作者(米古拉,愛立斯,高爾傑爾,諾曼)則把本質上是它們生命活動的死產物,看作是活的線體或鐵細菌的細胞。於是產生了許許多多充滿鐵細菌研究史中的可笑的錯誤;實際上只是由氫氧化鐵組成的死的線體,反倒會有細胞分裂,有集落的形成和出芽;它們竟能運動,還有什麼接觸敏感性,最後,“原生質”本身還附有特性:溶於酸,不能染色等。

可惜,某些蘇維埃作者也不能避免這些錯誤的想法的。比如,彼爾費列夫(Перфильев, 1927)就把我在1924年所記載的旋轉絲細菌的鐵匣,當作是和束藍綠藻(*Symploca*)相似的集落了,其實它們是純由單獨的細菌線體所分泌的氫氧化鐵細線束所組成的無組織的結構,毫不含有生命的東西。

同一作者提到,他發現了“在線體中(嘉氏鐵柄桿菌和螺柄細菌),稀疏散佈的球菌形的基本細胞單位”。不容置疑,在這種情況下作者是想錯了,他或者是把愛立斯當時記作是“集落”的那些小莖上的疣子突起,或者是把偶然粘着在小莖表面的雜菌細胞,看作是鐵細菌的細胞了。

關於在嘉氏鐵柄桿菌 *Gallionella* (=螺柄細菌 *Spirophyllum*) 小莖中,有沒有細胞,或者是有沒有原生質的痕跡問題,莫立施、我和舒森顧特(1927)都是否定性解答的。其中沒有腔可以安置這些細胞:小莖乃是一片膠質團。這個問題被舒森顧特研究得特別詳細。“我同意米古拉和霍洛得尼——這位作者說道,——線體總是由無結構的均勻的物質團組成的。用最可靠的方法研究了幾百個標本,都不能在其中發現有原生質體……從來也沒有在里面看到有腔”。其次,舒森顧特還記載了許多的、他用以試圖在小莖內尋找細胞的染色:結果在所有場合中都是負的。

在某些重要的地方,彼爾費列夫的觀察是不正確的,這就促使

我們要很謹慎地來對待這位作者所述及的工作之其餘的結果。同時對他所確定的新“屬”鉄細菌：*Lieskeella*，絲螺菌屬(*Spirothrix*)和球絲鉄細菌屬(*Sphaerothrix*)，也只好感到可疑了(其中作者認為後者在湖鉄礦結塊的起源上有着重大的意義)。

根據我們所知道的，從這些微生物在地球表面鉄的轉化中的作用看來，鉄細菌之參與湖鉄礦沉淀的鉄-錳結核的形成，不待說，是極其可能的。可惜，彼爾費列夫在自己著作中引用的，利於這種見解的理由，從微生物學家的觀點看來，是不能認為令人信服的。不過關於在我們北海中的完全相似的結構的起源問題，通過布特開維契(1928)的研究，到可以認為是弄清楚了。這位作者不只成功地在不久前形成的結塊中發現嘉氏鉄柄桿菌小莖的遺體，並且成功地觀察了這些鉄細菌的稠密小叢，在取自白海和伯紹拉海(Печора)各不同地方的，盛在無菌容器之中的底層淤泥表面的發育過程。這樣一來，海水中有典型鉄細菌的存在，已經頭一次的確定了，同時，它們在那裡發育所必需的条件也被弄清楚了：底層淤泥中必須強烈地進行着有機殘余物的分解作用。同時分泌出的二氧化碳擴散至上層淤泥和水中，以改變環境之反應，增加有效性酸度，並把鉄細菌呼吸所必需的鉄和錳的亞氧化性化合物轉化成溶液。

這樣一來，終於肯定，一般海水中之所以沒有鉄細菌，首要原因在於氫離子濃度太小，不足以維持 Fe^{++} 成溶液狀態。這種假設性的解釋法我也主張過的(霍洛得尼, 1926a)。我的另一個假定——關於高濃度的鹽的不利影響——只好放棄了。我把不等量的 NaCl 加到取自德涅泊區斯大洛謝利斯克生物實驗站附近的泉水中，之後，我才能以相信到它的不正確性。原來，甚至在溶液中的 NaCl 濃度比海水中 NaCl 濃度高了几倍的条件下，嘉氏鉄柄桿菌和其他鉄細菌仍可以在其中發育得十分好。彼爾費列夫(1927)也引用關於舊蘇礦質水的類似觀察。

現在讓我們來談一談布特開維契的一些關於嘉氏鐵柄桿菌形態學的資料。

首先應該說一下的是布特開維契稱之為 *Perseus* 的那種類型，根據他的意見，這種類型比較起來很像花囊鞭蟲類型的集居的鞭毛蟲類，而不太像嘉氏鐵柄桿菌屬的鐵細菌。根據作者所用的記錄看來，絕對看不出他根據什麼要認為這種類型和鞭毛蟲類相似。它的細胞很小，橫徑不超過 2μ ，而我們所知道的最小鞭毛蟲類的一般大小也在 5 至 10μ 。其次，布特開維契所發現的類型的細胞中，決不能發現有任何結構，甚至在高度放大的條件下也不能發現，而鞭毛蟲類的細胞中，則很易看到空胞，核和主要的、很粗的鞭毛（它們之所以獲得鞭毛類的稱號就是因為有很粗的鞭毛的原故）。*Perseus* 小莖有時呈現稍稍明顯的螺旋狀纏起，並且作相當規則的雙歧分枝狀。不錯，有的時候，兩者都看不出來，不過，如果注意到，該類型的莖往往是強烈地變粗大了的和披有各種形態的疣瘤的，那麼就是可以理解的了。我曾經在小嘉氏鐵柄桿菌方面，看到有完全類似的現象，小嘉氏鐵柄桿菌，小莖所披之疣狀凸起和較長而不規則的贅生物，有時十分厚，以至不只螺旋狀纏繞看不出來，而且它們的雙歧分枝也是很難識別的。因此不把布特開維契所記載的類型分成是一種特殊的屬，而假定地把它算作是嘉氏鐵柄桿菌屬中的一種，似乎比較合理些。

除了 *Perseus* 型的微生物之外，布特開維契在他所研究的菌叢中還看到了（大概有很多）典型的嘉氏鐵柄桿菌。伯紹拉海和白海中所發現的類型，彼此是有些不相同的，作者分別用了 *G. tortuosa* 和 *G. reticulosa* 兩個名稱，來把它們加以記載。可惜，根據著作中現有的資料看來，關於這兩個新種的確定，究竟有多大根據，是難予提出一個肯定的意見的。作者認為它們之間的主要區別在於小莖特性的不同。我早已指出過，小莖形態上的特性只有在，我們所研究的各類型發育在同一條件下，才可以用來區別嘉氏鐵柄桿菌

屬中之各种。只有在这些条件下,我們才可以有一定把握肯定,小莖的區別是由於分泌它們的細胞原生質之種的特性所決定的,而不是由外界条件的不同所決定的。但是,正如我的研究大嘉氏鉄柄桿菌(67—69 頁)工作所証明了的,这需要特別謹慎。

因为布特开維契所記載的二个“种”是他在不同的海里發現的,所以它們發育所在地的条件未必是相同的,因此为了解决它們種的独立性問題,首先必須拥有關於細胞的詳細資料。可惜,作者报导的資料,在这一点上是既不清楚也不詳細。關於 *G. tortuosa* 的細胞,我們只知道它們作卵圓形,略向線軸垂直的方向突出,大小在一定範圍內變動於 1μ 左右。著作中既沒有附有繪圖,也沒有附有描述这些細胞的显微照相。

關於 *G. reticulosa* 細胞的資料就更加缺乏了。作者只指出,它們也是卵圓形的,但比第一个类型小得多;它們的大小不超过 0.5μ , 几几乎作球狀。如果这种細菌的細胞真正是呈这样小的球狀的話,那就不能理解,它們能用什么方式分泌帶狀小莖。显然,作者未能觀察到这种微生物全部的發育阶段。如果是这样,那么把他所發現的类型分成是独立的種,是为时过早的。而線体之作網狀交織(根据作者的意見也是这种細菌的特征)在嘉氏鉄柄桿菌方面也是时常可以看到的。

根据所有的說明可以得出結論,所有布特开維契所記載的微生物的種的独立性,暫時是值得懷疑的,只能承認它們是相当堅定地屬於嘉氏鉄柄桿菌屬的。

布特开維契的著作中有許多地方都是用於說明嘉氏鉄柄桿菌小莖的化学組成問題的。布特开維契不否認它們的主要部分是由氫氧化亞鉄組成的,同时肯定其中也含有有机間質。这个結論是根据小莖在用(2—3%)稀鹽酸(或檸檬酸)处理之后,变成为勉强可見的透明綫帶,不与 $K_4Fe(CN)_6$ 呈鉄的反应,可以被龙胆紫很好地着色。但是,这种資料是和我的觀察与舒森顧特的說明相抵触的。

線體之不完全溶解只有在那種情況下才可以看到，就是如果加入標本中的酸類份量不足，不能和整個被研究的標本中之大量的 $\text{Fe}_2(\text{OH})_6$ 完全作用。重複加入酸類即便是濃度很稀的，嘉氏鐵柄桿菌線體（如果它們不是很早就已形成了的）終於會消失得毫無痕跡。線體之能以被龍胆紫着色和不能與 $\text{K}_4\text{Fe}(\text{CN})_6$ 起作用，不待說，是絕對不能證明，用稀鹽酸處理線體後所剩下的物質的有機質的本質。也值得指出，嘉氏鐵柄桿菌小莖在濃硫酸中膨脹（舒森顧特引用的話，舒森顧特也認為小莖中可能有有機物質存在），也不能證明這一點。這也許是因為有某些呈膠態無機物質狀態的雜質的原故。舒森顧特指出，嘉氏鐵柄桿菌小莖中經常有鐵的亞氧化性化合物存在，魏南得斯基認為其中可能有矽酸鹽的存在。

布特開維契不只假定小莖中有有機間質，看來還認為這種間質具有活質的特性，因此整個小莖在某些方面能以動作得很像一個生活有機體。這樣一來，他就賦予它們以“接觸刺激性”，說它們能以獨立地生長，甚至認為還可能“在小莖之內借其中發生着鐵的氧化作用，而進行着同化性的活動，而如此所形成的物質則順着莖傳給位於其上的細胞，也許可以部分地，在莖本身中被利用”。由此可見，他實質上是恢復了米古拉、愛立斯等人的老見解，並且在某些方面，還要比這些作者們更深入了一點。關於愛立斯認為是分生子的嘉氏鐵柄桿菌線體上的疣瘤突起問題，布特開維契認為是個懸案，並且表示意見道，這些結構不只能作繁殖用，並且甚至還是同化器官！

現在讓我們來看一看，哪些事實促使作者認為嘉氏鐵柄桿菌小莖具有上述一切奇怪的能力。看來，如所謂小莖按年齡變化表現在質量和體積的增加，渦紋形態的改變，螺旋狀彎曲的加強，黃色的出現等等，都是重要的根據。但是，如眾所知，按年齡的變化乃是很多（縱使不是全體的）膠態物質所特有的性質，而絕對不是活質的特性。因此，自然地將上述嘉氏鐵柄桿菌小莖中的變化，以

及線狀鉄細菌皮鞘內的类似現象首先和膠态物質中的膠体-化学作用联系起来。而这种見解正是我当时所發表过的(霍洛得尼, 1926a 和 б)。

但是, 假定說, 最近的研究表明, 在小莖和皮鞘之随着年齡改变中, 有些变化並不可能用一种膠体-化学現象来加以解釋。比如說小莖和皮鞘質量的增加(变粗大)以及它們的黄色的加强。这是不是說, 我們應該和布特开維契一样, 把这些結構当作是活原生質的特性, 来否定直接觀察的資料呢(直接觀察使我們相信, 鉄細菌皮鞘的壁和小莖並不含有原生質的痕跡)? 当然不是! 我們應該採用別的, 很少冒險的, 並且是不和實驗資料抵触的解釋法。其要点如下。

我們所知道的關於典型鉄細菌生理学的全部學問, 使我們得到結論, 鉄細菌的細胞含有一种物質, 可以接触性的加速氧化亞鉄的氧化作用。因为鉄細菌原生質中还进行着和氧化作用相联系着的, 水膠体 $\text{Fe}_2(\text{OH})_3$ (也許任何別的 Fe_2O_3 的化合物) 的形成作用(氫氧化鉄以很快的速度从細胞內向外分泌), 所以極其可能的是, 在細胞里面开始的氧化作用, 来不及在細胞內进行到底, 而是在小莖和皮鞘之內繼續一段時間直至小莖与皮鞘和分泌它們的細胞失去直接联系之后; 換句話說, 引起 Fe^{++} 轉化成 Fe^{+++} 的酶, 在小莖皮鞘內还要繼續着自己的工作。这种推測是既不和我們關於小莖化学成分的报道(因为, 正如指出的, 根据舒森顧特的資料它們含有鉄)相抵触, 也不和我們關於酶的本質的概念相矛盾。細胞所分泌的鉄質水凝膠(實質上不是別的, 而是代謝作用的产物——細胞的排泄物), 不用說, 可以含有从活原生質进入其中的活动酵素。不过把有生命活动的原生質的一切特性都賦予同一个排泄物, 如布特开維契所作的, 那就意味着超乎事实和邏輯所能允許的了, 陷入了毫不能証明的假說的幻想的領域。

在論鐵細菌的文獻中，我們時常遇到“鐵生物有機體”這個術語。這個術語不同的作者有不同的了解。高義杜可夫首先建議把這個術語用以標誌“以累積鐵為特性”的有機體。本文作者則建議把具有和典型鐵細菌一樣的，能以把鐵的亞氧化性化合物氧化成氧化性化合物的活生物，叫作鐵生物有機體（霍洛得尼，1926a）。諾曼則主張把一切“沉淀和溶解鐵”的生物有機體統一名之曰鐵生物有機體，維爾納德斯基（1922）的“鐵的生物有機體”所指的是體內含鐵量在1%以上的生物有機體。最後，多爾夫（Dorff, 1934）在闡述鐵生物有機體的分類和形態的專著中，認為某種有機體是否屬於鐵生物有機體，只有看它是否“參加鐵之從溶液中沉淀”才可以作標準。

根據定義的這樣多樣化，在“鐵細菌”的概念中插入不同的含義。關於在這個問題的意見上的分歧（發生於莫立施和維諾格拉得斯基的著名論爭之前六十年），並沒有克服。剛剛提到過的多爾夫（1934）的專著可以證明。多爾夫基本上是企圖恢復諾曼的見解的，可是我當時尖銳的批評了這些見解（霍洛得尼，1926a, 1928）。在很多重要問題上，他是站在反對維諾格拉得斯基和其他持有同一觀點的研究工作者的立場的。因此促使我來批判一下多爾夫的小冊子。

作者從獨特的方法學的路線開始。他在指出他們的“歸納法”是舊的研究工作的缺點的同時，肯定“只有用演繹法獲得的更可靠的報導，才可以給予很多至今尚不能解決的問題以一個簡單的回答，從而建立我們研究領域中（和任何其他研究領域中）所必須的統一性來”。可惜，作者沒有把這種想頭加以發揚，使讀者對於演繹法怎樣可以用來豐富我們關於鐵細菌和別的生物有機體的形態和分類學的知識，仍陷於完全困惑之中。

多爾夫後來在闡述什麼是鐵生物有機體，特別是鐵細菌的特徵的問題時，所表示的意見充分地回答了这个大有希望的緒言：簡

單地沉淀鉄呢或者是需要鉄来完成生命功能的有机体細胞內的一定的生理学現象？

正如我們想到的，問題提出得並不特別清楚：要知道“鉄之下沉”也可能和一定的生理功能（对該生物有机体具有重要意义的）有联系。

其次作者轉而分析鉄細菌的定义，鉄細菌这个名称維諾格拉得斯基在自己 1922 年著作中即已提出，他把这些微生物看作是所謂無机氧化者菌組之中的一个。根据多尔夫的意見，無机氧化者“如众所知，能以借助於化学合成作用以获得其生命过程所必需的能量”。（“die für ihre Lebensprozesse notwendige Energie durch Chemosynthese zu beschaffen” 多尔夫，1934，p. 3）

如今已經知道，化学合成作用是由很多的，需要外来的能量来源来实现的吸热反应組成的，對於無机氧化者来講，某种無机物質之氧化也是如此。按照多尔夫的意見，这些观念，显然，是不正确的，化学合成作用本身應該伴随有微生物生活机能所必需的能量之釋放。不錯，作者在其他地方（22頁）报导“大部分的鉄細菌均能借助於鉄之累积以获取能量”（正是这样 sic）¹⁾（Energie aus der Eisenspeicherung zu gewinnen）。这种基本的生理学概念上的混乱乃是一种有害的征兆，果然，过几行之后作者“很驚訝的確認这些生物有机体（就是無机氧化者或严格自生性微生物），在鉄細菌之中根本是不存在的。”我們对作者的驚訝表示同情，特別是當我們得知，作为这个結論的基础只是那个事实，就是，根据多尔夫的意見，*Gallionella* 是鉄細菌中的唯一严格自养性类型，然而舒森顧特和諾曼却曾在中等菌区和多菌区的水里大量地發現过它。看来作者錯誤的以为，既然嘉氏鉄柄桿菌出現於含有有机質的水中，那就从而可以証明它在营养或呼吸过程中，利用这些物質。再者

1) 我的小註——尼古拉·格利哥銳維契。

舒森顧特和諾曼所研究的顯然不是嘉氏鐵柄桿菌的活細胞，而只是它的呈鐵質小莖狀態的集落遺體，是從外面帶進他們所研究的貯水池中的。

最后連“特別詳細的研究了這一屬的霍洛得尼，認為新屬的確定是不必要的”這個事實，根據多爾夫的意見，也是說明反對嘉氏鐵柄桿菌的自養性的。這種論證的原始和幼稚令人驚奇。

多爾夫借以攻擊我的見解〔這些見解是我在論鐵細菌（1926）著作中所保衛的，並且基本上和維諾格拉得斯基，在闡述這些微生物的古典的研究工作中所發揮的，是一致的〕的那些論據，所引起的印象也是大為奇怪的。我指出，對於維諾格拉得斯基所理解的鐵細菌來講，有兩個特性可以作為它的特征：（1）接觸性作用，這些微生物以之影響於氧化亞鐵的氧化作用，和（2）它們能夠把這個反應中釋放出來的能量，應用在自己的生活功能中。多爾夫扣住了，“我認為異營性鐵細菌的存在是極其可能的”（異營性鐵細菌可以依靠現成的有機質來滿足自己碳素的需要，同時在呼吸過程中把亞氧化性鐵加以氧化）的這句話，就得出結論說，上述鐵細菌特征中的第二個特征（即：它們能以利用鐵氧化時釋放出來的能量），失去了自己普遍的意义了。顯然，作者這一回是假定，鐵細菌除了和化學合成作用有關的反應以外，細胞中不進行任何別的吸熱反應（他在以前各頁中已宣佈化學合成作用是生命過程所必需的能源）。在這種毫無希望的混亂中，看來，是無路可走的。

根據下一段，讀者可以知道，就連第一個特征——根據維諾格拉得斯基等的意見，是一切鐵細菌所特有的——恰恰也就是它們的氧化性功能（從氧化亞鐵形成氧化鐵），也決不能作為它們的特征。根據多爾夫的意見，像嘉氏鐵柄桿菌和絲細菌一類的典型鐵細菌，不只可以在異常缺乏氧的環境中生活和繁殖，並且甚至可以暫時地適應於無氧條件，不待說，在無氧條件下，鐵的亞氧化性化合物之轉化為氧化鐵化合物是不可能的。

作者这样大胆的,和我們在上述鉄細菌生理学上的所有知識根本相抵触的論断,根据何在呢?看来,上列事实乃是唯一的根据,这是近来,鉄細菌已在水的底層上,和海泥的表面被發現,並且成功地把它們培养在完全用石蠟封閉起来的,浸滿有海水的瓶內的淤泥表面(布特开維契,1928)。但是不容怀疑,海水即使是在很深的地方,也含有大量的氧,丰富的底層生物羣仍可以利用氧气在此生活。根据布特开維契的資料,海洋鉄細菌居住在泥的表面,一方面它們可以在这里获得它們之所必需的(从泥的較深地方扩散出来的)鉄的亞氧化化合物,另一方面——获得从上面来的游离氧气流,在泥的深处,真正的嫌氧性条件占优势的地方,就沒有这些微生物了。

鉄細菌之在封閉容器中發育,無疑的,是靠着溶解在水中的氧气,或是靠着通过玻璃和石蜡之間的孔隙,和封在棉塞上的石蜡中的裂縫而侵入的氧气而进行的,同样也可以靠着别的微生物,首先是微小的藻类(矽藻等),在陽光下所分泌出来的氧气。如果容器中确系嫌氧性条件,那么淤泥表面就不会有鉄銹沉淀(鉄細菌所沉下的小莖和皮鞘組成的)。氫气,特別是硫化氫的分泌——嫌氧發酵之不可覺的伴随者——經常伴随有氫氧化鉄的还原,和綠或褐色还原性产物的形成。用簡單的試驗就能容易的証明这点(參閱92—94頁)。自然界中直接觀察亦可加以証明。換句話說,泥表或泥之深处有未被还原了的鉄的氧化性化合物存在,总可以証明这里有进行氧化作用的可能性。多尔夫断言,造成嫌氧性条件的淤泥中,不断地进行着大量的鉄的沉淀,这种断言只能証明,作者是完全不了解这里迸發着的作用的實質。

多尔夫在用这一切不大合理的,十分大胆的論調,为自己的“演繹”論清除了道路之后,終於,有可能来給“鉄生物有机体”这个术语下了一个新的定义。正如上面所指出的,他認為,“所有参与鉄的化合物沉淀的有机体”都應該算作是这組的生物。讀者不

由地要發生一個問題：如果它們的氧化性功能不具有重大的意義，如果甚至在嫌氧性條件（違背一切化學和生理學規律），它們也可以引起含有氫氧化鐵的沉淀之形成，那麼鐵生物有機體之“參與”鐵之沉淀，也就是說參與鐵之不溶於水的氧化性化合物之形成，實質上表現在哪里？其次，為了要把有機體活動所引起的鐵的主动性沉淀和非生物性的，自然界中有时大規模發生的被动性沉淀加以區分，應該使用什麼標準？但是要在多爾夫的小冊中找到對所有這些問題的答案，將是徒勞的。

多爾夫著作的大部分（59 頁中就有 46 頁）是評論鐵細菌的形態和分類的。在這一部分以及別的部分中，作者乃是諾曼的忠實學生和繼承者，承受了諾曼的微生物學研究方法和不加分析的對待各種鐵沉淀的直接顯微鏡觀察的圖畫。這裡首先必須指出一個奇怪的情況。

多爾夫在自己著作的結尾部分提出了一個十分完善的文獻表（72 篇），其中不少論文是刊載在不頂聞名的德意志，俄國，塞爾維亞，匈牙利和其他別的雜誌上的。但是，在這個文獻表中卻沒有本書作者刊載在出版數最多的德國雜誌（德國植物學會學報“Berichte der Deutsch. Bot. Gesell.”，1928，和中央植物學報“Beihefte zum Botan. Centralbl”，1931）上的兩篇論文，這兩篇論文是批判諾曼和具有同一研究方向的某些別的研究工作者的著作的。其中之一甚至題為“論所謂鐵生物有機體之類”。雖然因此這個專著的作者老早就會注意到它。但是多爾夫在自己著作論有機體——嗜鐵菌問題的 48—49 頁上，還是重復了在這篇論文上（1928）所發表的觀點，雖說沒有認為必需指出這些觀點是從什麼地方借用來的。無疑地，作者對於我上面引述的另一著作也是知道的（1931），因為在 26 頁上他指出，他同意我在这本著作中所作的對於布特開維契所確定的新種——*Gallionella tortuosa* 和 *G. reticulosa* 的評價，只能這樣想，不提我的論文，乃是一種特殊的技

巧,可以使作者避免不愉快地,一定要答复其中所提出的严肃的批評性意見,而这些意見大多是完全針對着他的著作的。不用說,他这样作,對於自己的著作是很不利的,足以促使見聞广博的,批判性强的讀者,很少相信其中收集的真實材料。这种不相信态度的基础,事实上我們發現得实在太多了。

从 *Monosiderocapsa* 占据着普通鐵細菌名單中之第一位的事实开始(諾曼在1921年就“已發現了”*Monosiderocapsa*, 后来(1928)又声称,“用純化学方法来获取真正的*Monosiderocapsa*是沒有任何困难的”)。很奇怪,諾曼这本含有对他和对他的学生許多不便的奇怪著作,同样也不存在於多尔夫的文献目录中。然而也並沒有什么东西妨碍他来論述一下怎样区别“人工配制的”和真正的*Monosiderocapsa* 的問題的。否則讀者不由地就要怀疑到多尔夫著作上圖1所繪的單鞘鐵細菌(*Siderocapsa monoica* Naum.)同样也是非生物性的来源了。

我在我的論鐵細菌專著中(1926a)已經指出,諾曼从来也沒有能作出这样的区别来。

諾曼所确定了の很多别的鐵細菌屬和种(關於它們,我也已經在我的專著和其他著作中說過了),不用說,是不加任何批判地,引用在多尔夫的小冊子中了。只有一次,在關於*Sideromyces glomerata* Naum. 上,作者敢於怀疑,以后是否應該保存此屬。我認為,此种怀疑是完全恰當的,不只对*Sideromyces*, 並且对大部分别的諾曼的类型也都应这样。

普通鐵細菌名錄中,我們發現有赭鐵細菌(*Ochrobium tectum* Perf.), 根据我的意見(霍洛得尼,1926a),應該把它算作是鞭毛虫(flagellate)。而多尔夫本人也認為彼尔費列夫所描述的类型,可能是屬於这組原生动物的(參閱他的專著第10圖)。

多尔夫首先發現的类型球鐵細菌(*Siderococcus limoniticus* n. sp.)是值得注意的。如果在盛水的容器中(其底部有一層含鐵質

的淤泥),垂直的放上几片盖玻片,那么几天之后,这些玻片在一定的高度上,便披有一層氫氧化鐵的薄層。氫氧化鐵的薄層溶於10%鹽酸之后,玻片上这些地方就發現有大量的小的橫徑 $0.2-0.5\mu$ 的球形細胞。因为鐵只在發現有这些細胞的地方沉淀,所以作者就由此得出結論,鐵沉淀之在玻片上形成,是和他所發現的細菌的生命活动分不开的。根据他的意見,我們这里所研究的新类型鐵細菌(从細胞分泌鐵而不在膜和膠質皮鞘內累积鐵),大体上是屬於自养性类型的。有趣的是,在这种情况下,作者改变了自己(上面已指出了的)對於有自生性鐵細菌存在的怀疑态度。

可惜,在多尔夫的著作中,無論是描述新的鐵細菌的插圖,或是显微照相我們都沒有找到。其实根据細胞在玻片上的排列和別的特性的分析,就似乎可以对作者斷語是正确或是不正确,作出一定的結論来。为了肯定鐵的沉淀和細菌生命活动之間相依关系的存在,他所發表的資料,远远是不充分的。

氫氧化鐵薄膜之在一定的比較窄的区域内形成,不用說,應該認為是由於在这个区域内的条件,最利於从淤泥中扩散出来的鐵的亞氧化性化合物的氧化作用(鐵的亞氧化性化合物在这里和从上層水中滲透进来的氧气起反应)。只要注意到,水生細菌之中,常常有很多的类型,要在有一定濃度的氧气存在的时候,才能很好的發育,那就很容易推測到,小的微生物之所以恰恰在鐵沉淀的地方呈区域性聚集,可能是由許多和微生物對於鐵的关系毫無共同之点的原因所引起的。这就必須有补充的生理学研究了,可惜的是作者在这方面,毫沒有进行过任何工作。

多尔夫把我在1919年所發現的类型(*Sideromonas confervarum* n. sp.),在自己的書中記載成所謂 *Siderocystis confervarum* Naum., 虽然我名之曰鏈球鐵細菌屬(*Sideromonas*)的类型,其細胞大小和形态,它們在含鐵膠体中的排列成鍊狀,最后和藻类的关系等均不同於諾曼的囊鐵細菌屬(*Siderocystis*)。为了把它分成独

立的屬，这些特征是足够的了。多尔夫在自己書里所引的用以代替已有的那些清楚的插圖的，令人作嘔的圖画，並不能使人對於鐵質疣瘤——*Prichohormium* 的特殊結構，以及其中所含的鐵細菌，有个正确概念。

有个迥非寻常的情况應該指出。作者引証布魯索夫發現的 *Ferribacterium duplex* 类型的記載(多尔夫毫無根据地把它改名为膜鐵細菌 *Sideroderma duplex* Naum.)，同时在記錄之后附加上下列的意見：“因为根据布魯索夫的說明看来，鐵之累积並非行之於膠体之內，而是行之於膠体的外圍，所以这种有机体和鐵的下沉有無共同之点，是極可怀疑的”。只要我們还記得，与此完全类似的情况，即多尔夫本人所記載的球鐵細菌，“鐵在細胞外分泌，膠体中沒有鐵的累积”完全不妨碍作者把这种类型算作是典型鐵細菌的話，那么我們就應該得出結論，多尔夫在決定不同的微生物屬於或是不屬於鐵細菌問題时，有兩個标准：其一——是不是他和諾曼所發現的。另一——是否所有別人發現的。

我認為，为了对多尔夫的著作提出一种公正的意見，引用少数的例子就够了。基本上——这乃是一本對於微生物学和生理学缺乏很好修养的幼稚作者的著作。多尔夫的彙報，絲毫沒有在微生物在鐵的轉化中的任务这个老問題上加入新的材料，反而把問題拖回到我的論鐵細菌的專著(1926)出現前的、那种复杂混乱狀態，也許甚至把它混乱到更大的程度。

對於鐵細菌和与之近似的別的微生物的形态和生理学問題的表面而不加批判的态度，看来，仍然存在於某些傳統的范围內，應該与之作持久而頑強的斗争。多尔夫仿效着自己老师諾曼的步調，提供給我們一大堆的杂乱而反常的堆积物，用以代替維諾格拉得斯基学科中週思熟慮的、明确的、有良好生理学基础的概念，这只能为微生物学这个領域中的以后有成效地研究帶來損害。

在鐵的轉化中，有些类型具有重大的意义(由於本身具有了不

起的氧化大量鐵的亞氧化性化合物的能力，同時讓其滲進自己的原生質，並由這種作用中吸取它所必須的生活的能量)，另有一些有機體，只是這種類型微生物的偶然伴隨者，並和它們有某些外部相似的地方（在其細胞的周圍，也有完全和這些有機體生命活動無聯系的，從溶液中下沉的，氫氧化鐵的沉淀），把這兩者結合起來是決不可以的。

必須永遠拋棄這種混亂，如果有必要的話，使用別的術語，比如“嗜鐵有機體 (Siderophile)，抗鐵有機體 (Siderotolerant)”等。

有了多爾夫著作的一切嚴重缺點，或者也許，正是由於有了這些缺點，我們終於可以從其中獲得了有益的教訓。它明白地揭露，應用如今在本領域內占統治地位的方法，是完全不可能把鐵生物有機體的研究推向前進的。最後必須從純記敘性的工作首先深入到生理和物理化學的研究工作中去。一方面，研究“鐵有機體”的氧化性功能和它們生活過程中力能學的關係，分析這些過程對於環境條件的關係，說明這組有機體的各种代表的營養特性，另一方面——研究鐵的非生物性氧化和沉淀，闡述在沒有有機體參加的沉淀中的以及有機體生命活動產物中的膠體化學變化——這乃是主要的急待解決的問題。研究這些問題，可以幫助我們更好的了解，當我們在研究鐵質水中的活的居住者時所觀察到的那些顯微鏡下的景像，可以幫助我們更好的了解，在目前我們知識水平往往不能解決的問題。

* * *

根據普烈布拉然斯卡婭 (Преображенская, 1937) 的報告，她在魯格城近郊成功地某些小溪流和溝中發現到鐵細菌的團塊，幾幾乎白色，外形上很像吸濕了的棉花束。這些團塊總是出現在鐵質水之深窪的底部，而在實驗室條件下，只在密閉着的容器之中形成，也就是說，這兩種情況，都缺乏氧氣的流入，或是完全沒有氧氣的存在。顯微鏡檢查時，它們是由透明的，大部分是無色赭色絲

細菌和旋轉絲細菌的線體組成的，但同樣也可由嘉氏鉄柄桿菌的小莖組成，並且頭一類型的皮鞘含有大量的細胞，如眾所知，這是具有黃色的這種鉄細菌的一般團塊中所沒有的。作者根據這些觀察，結論道，被指名的鉄細菌“根本不是好氣的，而是微嗜氣性的。”作者又結論道，這些微生物“並不進行很大的氧化性作用”；它們所分泌的鉄質皮鞘和小莖，也許，完全不是由鉄的氫氧化物組成的，而是由氫氧化亞物組成的，鉄的氫氧化亞物只有在後來，沒有任何鉄細菌生命活動參加時才被氧化，獲得作為氧化性化合物特征的黃色或褐色。

這些結論頗大的一部分，是和我們從維諾格拉得斯基、莫立施、李斯克和其他等人的研究中所知道的，關於鉄細菌生理學方面的知識根本抵觸的。所以對於普烈布拉然斯卡婭根據她所描述的觀察而作出的結論，究竟有多大根據的這個問題進行討論是必要的。

關於鉄細菌的微嗜氧性的想法並不新奇。多爾夫(1934)在自己的論鉄細菌專著中，就把這種想法說得比普烈布拉然斯卡婭更加不可置信。吳斯潘斯基(Успенский, 1936)討論這組細菌的微嗜氧性，還在這個概念中插入了另一個，上述各作者們所沒提到的內容。首先必須弄清楚，應該怎樣理解微嗜氧性。

大家都知道，貝依也林克根據嫌氧性細菌為了正常的生活機能必需極微量的游離氧的假定，建議把嫌氧性類型的細菌叫做微嗜氧性者。

在其他的場合下，人們把嚴格需氧性類型列為是微嗜氧性者，是因為它們在自然條件下，傾向於居住在氧氣含量不高的地方的。

普烈布拉然斯卡婭，顯然，是趨向於以第一種想法來理解鉄細菌的微嗜氣性的，因為她強調指出，這些微生物“根本不是需氧性”，認為它們的皮鞘和小莖之內，可能是完全沒有鉄氧化的產物的。

這樣一來，我們首先應該確定把鉄細菌放在那裡——放在需

氧菌之內呢？或是放在嫌氧菌之內？這是一個純生理學的問題，根據一些生態學上的觀察是決不能解決的。所有生理學資料和大批的把鐵細菌培養在液體和固體培養基質上的試驗說明了，游离氧的進入對於這些微生物的正常發育來講是必須的。這些資料已經在本書第 149 頁擇要說明了。

能否把關於氧氣對於鐵細菌的作用的資料和普烈布拉然斯卡婭的觀察一致起來呢？或者是它們實際上已經進入不可調和的矛盾中了，須要把關於這些微生物的呼吸的問題加以重新審查呢？

因為普烈布拉然斯卡婭認為，在一定條件下，鐵細菌的“無色”團塊之在水池底部形成，乃是利於鐵細菌的微嗜氧性的主要論據，所以首先要談談這個問題。

在論鐵細菌的專著(霍洛得尼, 1926a)和一些其他的著作中，我曾經不只一次地指出，鐵細菌的皮鞘和小莖並不是隨時都以黃或褐色來作為氫氧化鐵的特徵的：“年輕”時，也就是緊在為細菌的細胞分泌之後，這些結構是無色的，或是染成很淡的黃色。另一方面，完全形成了的鮮黃色皮鞘，根據維諾格拉得斯基和莫立施的觀察，可以重新失去自己的顏色，如果是把它們放在二氧化碳含量高的，也就是說 pH 低的水中的話，正如我們已經指出的(132頁)，大概，所謂膠態氫氧化鐵的溶膠作用在同時進行。但是必須指出，在兩種情況下，鐵細菌的無色皮鞘和小莖在用 $K_4Fe(CN)_6$ 和 HCl 處理時，都將產生鮮藍色。普烈布拉然斯卡婭也在自己的標本中看到了同一現象。因此毫無疑問所有這些結構都是不以黃色為特徵的變態氫氧化鐵組成的。普烈布拉然斯卡婭的無色皮鞘和小莖是由氫氧化亞鐵組成的推測，是完全不足信的，也是毫無根據的。鐵的亞氧化性化合物只有在老的沉淀中，在各種還原作用影響下產生的作為從生產物(霍洛得尼, 1926)出現。此外，大量的由氧化亞鐵組成的皮鞘團塊應該是具有鮮明的淺綠色的。

這樣一來，對於無色鐵細菌團塊之在和普烈布拉然斯卡婭所

描述的类似的条件下出現的事实,該怎样解釋呢?

我在烏克蘭和高加索研究鉄細菌的时候,曾經多次地在自然界中看到这些微生物,並且在實驗室中各种不同条件下培养过它們,我應該首先指出,普烈布拉然斯卡婭断定这些微生物不能在敞开着的容器中發育,是完全不正确的;相反地,屬於絲細菌和嘉氏鉄柄桿菌屬的細菌,在敞开着的容器中發育得很好,而且比起在密閉的容器中的所形成的結構(皮鞘和小莖)的特征要典型的多,显然,是由於氧气自由通入的原故(当然,只有在水中氧化亞鉄的貯存量足够的条件下)。

嘉氏鉄柄桿菌,赭色絲細菌和旋轉絲細菌的發育在整个深度的水中都可以进行(这是一种可以列为是自由漂浮的浮游生物类型),但是其中的一部(和鉄質分泌物一道)逐漸沉至底部,以在这里形成类似弄紊乱了的棉球狀的团塊(普烈布拉然斯卡婭不能令人滿意地称之为集落的团塊)。一般均具正常的黄色。但在帶有酸的(也就是富有二氧化碳的)鉄質水的小窪中,在缺乏攪和的情况下,底層上的二氧化碳含量总是比在表面的容易变温暖的水層中要大得多;因此,在这种水中,向下沉的小莖和皮鞘可以是沒有顏色的。同时由於氧气缺乏的原故(但是也許是二氧化碳过量),作为典型好气菌的鉄細菌的正常生活过程被破坏了,並且失去了作为它們特征的通过从皮鞘爬出(赭色絲細菌)或作週期性脫壳(旋轉絲細菌)等途徑釋放累积在細胞表面的氢氧化鉄的能力。普烈布拉然斯卡婭在她自己的制片上观察到的,其內含有比較大量的細胞的線体,大約也是由於这个原故。在有游离氧存在的时候,不用說,在这些条件下也可能会有些生長的。

由此可見,普烈布拉然斯卡婭所研究了的团塊中細胞很多,而它們所形成的鉄質皮鞘之量却很少,正足以証明,她研究的是被阻抑了的,生活功能不正常的有机体。可以作为生命活动充沛的,鉄細菌茂盛集叢的特征者,恰恰是細胞和其氧化性活动的产物之間

的反比:氧化性功能的产物之量,大到足以使細菌細胞完全消失在产物之中,沒有經驗的或是不細致的研究工作者,感覺到在他們面前的乃是由死的含鐵質結構組成的小叢。可以有把握的說,在普烈布拉然斯卡婭所研究了的帶有鐵質水的小窪和运河中,正是表面水層是鐵細菌氧化性活动和繁殖的主要場所,在这里由於二氧化碳之向外排出和氧气之从空气中侵入以及較高的温度,就造成了这些微生物發育的比較有利的条件。

普烈布拉然斯卡婭所研究的,实际上正是二氧化碳含量很高的水,这个事实是可以由水的 pH 低到 5.8, 和水面在温度升高时二氧化碳的部分压力減低的条件下(正常大气中其含量很少),由於游离二氧化碳排出的原因有气泡形成,来証实的。

普烈布拉然斯卡婭还提出一个見解,作为鐵細菌不是好气的結論的确証,“在實驗室条件下——她写道——帶有鐵細菌的線球,絮花,只出現於封閉的器皿之內和其底上(軟毛小片也墮至底部),而不出現於需氧性細菌喜欢聚集的水面。”因为这里所指的容器是为水所封閉,而且不含有空气的(在不滿的,或是敞开的容器中,根据作者的說法,無論是軟毛小片,或是絮花都不出現,代替它們的是底部充滿了氫氧化鐵的顆粒狀沉淀),所以完全不能理解,作者認為需氧菌有集积於水面的傾向對於需氧菌有什么优越的地方。也很显然,“軟毛小片和絮花”沉至底部,不是因为它們要寻找氧气含量小的地方(完全封閉的容器的各部分,氧之濃度應該接近相等),而是單純地因為它們的比重比水的比重大。

大概,这些結構(帶有細胞的鐵質皮鞘和小莖)的比重是随着它們的逐步密集,而逐漸增加的。起初,它們在水中向各个不同方向的游动,为水流(对流或其他)从一个地方移至另一个地方,由此可以得出結論,它們的比重几乎和水的比重沒有区别。

和鐵細菌生活細胞失去联系的皮鞘与小莖,繼續进行着各种改变(变粗大,变密集,变黄,形成疣狀突起等)的这个情况,很可以

用作普烈布拉然斯卡婭所提出的見解的根据。無論如何，強制地把氧化作用和變黃作用算做因果關係是沒有根据的，如作者作的那樣：皮鞘與小莖顏色的改變，是膠體化學的變化，也是形成它們的物質之分子內轉移的結果，並沒有任何氧化性過程的參與，雖然在鉄細菌的鉄質分泌物中（參看 139 頁）氧化性過程還是有可能的。

總結以上所說，我們可以斷定，普烈布拉然斯卡婭根據她的觀察所作出的結論，未必可以作為重新修改鉄細菌生理學原則的理由：她所描述的一切現象，顯然是不需要根本破壞已確定了的觀點，就容易加以說明的。作者的主要錯誤在於她並沒有這樣的企圖，而是想要用自己所看到的，實質上不是新的事實來解釋和其他研究工作者所累積的大批實際材料相抵觸的假定。作者也沒有考慮到，失去氧化鉄的亞氧化性化合物能力的自養性鉄細菌，因而，也沒有行化學合成所必須的能量來源——這是生理學上的無知。同時她還毫不猶豫的把像嘉氏鉄柄桿菌，旋轉絲細菌和赭色絲細菌等的類型也算作是自養性微生物了。

鉄細菌生理學中還有很多不清楚的地方。因此，無疑地，有廣泛的地方等待繼續研究，還有不少現有的見解尚須逐步修改或補充。即使是自養性鉄細菌和有机化合物之間的聯繫問題也是如此。如眾所知，根據李斯克的資料，這些類型的鉄細菌對於營養溶液中的碳素和其他有机化合物的反應，正如硝化細菌一樣是很不好的。但同時根據我們沒有發表的觀察，嘉氏鉄柄桿菌和旋轉絲細菌在水中有別的微生物存在的條件下，可以在含有很多葡萄糖，蔗糖和蛋白胨混合物的鉄質水中很好地發育。關於各種鉄細菌發育的最適氧氣濃度問題還缺乏說明。這些微生物的化學合成現象也是研究得很不夠的。但是所有這些問題，都具有純粹生理學性質，企圖在這些問題中引入新的東西，而不求助於深思熟慮的，安排正確的試驗，將意味着走向明知不正確的途徑。

*

*

*

*

正因為我們在鐵細菌生理學方面的知識中，存在有上面剛剛講過的大批缺陷，所以應該鼓勵任何在這部分中引入什麼新的東西的嘗試，不待說，當然要這些嘗試是根據確切的實驗資料出發的。根據這種觀點，卡里年柯(Калиненко, 1939)的著作是值得注意的。

根據作者的開場白，可以估計到他的最終目的，是要驗證“維諾格拉得斯基的兩個主要論文：(1)論氧化亞鐵的力能學的作用和(2)論鐵細菌的無機營養性能。”作者正確地指出，這些重要問題正好像鐵細菌對於有機物質的關係問題一樣是決不能解決的，如果所用的培養基成分不定，並且含有有機質的話。但是對於鐵細菌研究史略有認識的讀者有權利問，為什麼作者沒有提到，把這些微生物在純礦質成分的溶液中进行培養的許多試驗呢？難道他不知道維諾格拉得斯基用“人工泉”作的實驗，不知道李斯克，阿德勒爾等人用礦質培養基作的工作嗎？這些研究工作者們所繼續採用的並且在卡里年柯引証我的那篇題目為“Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden”綜合性論文中所記載的那些方法，毫無疑問地指出了解決鐵細菌生理學基本問題的正确途徑。要知道如果我們想解釋，能利用鐵的亞氧化性化合物氧化的能量的無機營養鐵細菌是否存在，那麼首先必須把這些化合物加至培養基之內。它們在空氣中氧氣影響下的易於氧化性和不穩定性並不足於妨礙到安排這一類的試驗，因為在有非生物性的鐵的氧化作用存在的時候，根據它們的生命活動的產物(皮鞘，小莖)的性質，以及根據純礦質培養基中有機物質的累積來看，鐵細菌的發育還是不難確定的。

卡里年柯到底作了些什麼呢？他一開始所用的這種基質，明知是不含鐵的亞氧化性化合物的，因而是完全不適於用作驗證維諾格拉得斯基重要論文的。由此可以斷定，作者實際上並沒有想通過直接的途徑，來達到自己所擬定了的目的。他希望在證明鐵

細菌可以在仅仅有氧化性化合物状态的鉄的培养基中，很好地發育之后，“迂迴”地达到这个目的。当然，如果他成功了，如果典型鉄細菌确能在不含有亞氧化鉄的培养基中正常地繁殖，那么我們就不得不認為維諾格拉得斯基、李斯克等人当时所作的那些關於鉄細菌生理学的結論，是有問題了。讓我們來看一看，卡里年柯用他所建議的基質（含有氧化鉄的膠态化合物）所作的試驗，得到了什么。

首先一望而知，他能以在自己的基質上培养的类型之中，沒有一个是典型鉄細菌。他所培养的类型中的一个——缺絲細菌——鉄只累积在固着盤內，和小部分与之接近的皮鞘中。这种線狀細菌的其余部分（有时要超过上述的基础部分的長度很多倍），無論是皮鞘或是細胞之內都不含有鉄。由此可以得出結論，鉄並不参与这种細菌的代謝作用——我是指着对絲細菌屬中其他的代表如厚鞘絲細菌或赭色絲細菌所假想的那种意思。——这就使我有理由認為，缺絲細菌的是否屬於鉄細菌是極為可疑的。

另一种可以在卡里年柯基質上生長的类型——他所分离的形成包囊的粘液球菌。这种类型，就是作者本人也沒有决定它是不是屬於鉄細菌的。实际上在卡里年柯送給我的标本上，很易相信，圍繞着單个細胞和成組細胞的膠态物質是很缺乏鉄的。在这方面，球菌的“老年”組（每一莢膜中有八个細胞）和年輕組（由一兩個細胞組成）之間並沒有看到有任何界限，由此可以得出結論，對於这一个类型方面，鉄並不起能量物質的作用。莢膜之为鉄所包封，大約和很多居住在鉄質水中的，膜內累积有鉄的高等植物与藻类有同样的性質。

卡里年柯用以作研究的第三种类型——鞭毛虫类的花囊鞭虫——只在有有机物（干草湯）存在时才可以發育，因而，用这种生物所作的試驗，對於我們所感到興趣的問題（關於卡里年柯所建議的基質是否适於培养無机营养鉄細菌，並沒有任何关系。

但是如果卡里年柯實驗过了的微生物之中並沒有一个是屬於典型鐵細菌的,那么还需要回答一个問題,为什么上述类型中的头兩種,如作者所指出的,可以在不含有有机物的鉄質培养基上显有明显的生長。卡里年柯的實驗,真正可以証明缺絲細菌和“有莢膜的粘液球菌”具有行無机营养的能力嗎?

为了回答这个問題,必須弄清楚,已經在卡里年柯培养中發育了的微生物,是不是可以利用任何他所沒有考虑到了的能源。

作者用硫酸鉄-銨的复鹽来安排自己的大部分試驗。这种鹽好像普通的硫酸銨一样,在一定条件下可以被硝化微生物所氧化。在卡里年柯的培养中有沒有發生硝酸化作用,我們不知道,不过可以認為極有可能,在用缺絲細菌所作的實驗中以及用有莢膜的粘液球菌所作的實驗中,作者所用的矿質培养液,首先正是微生物——硝化作用者的生命活动場所。不錯,在卡里年柯的著作中我們看到报导,他成功地得到了缺絲細菌的純培养,並且用之以安排了自己的實驗。不过任何研究線狀細菌的微生物学家,都很知道,要把粘在黏液皮鞘表面的各种杂菌排除,是多么的困难。“以大量培养重复移种法”,像卡里年柯所作的这样,来获得純种完全是不可能的,並且可以有把握的断定,他所得到的“純培养”,实际上是含有十分多样化的微生物羣体的,其中包括有硝化作用細菌。

我可以在这里引用一下我自己用基輔自流井中的水所作的試驗。只要在这种水中加入磷酸鉀和硫酸銨(其量大約相當於卡里年柯培养缺絲細菌的营养混合液中 KH_2PO_4 和 FeNH_4SO_4 含量),那么經過几天之后,溶液中即可显有為量显著的亞硝酸和硝酸。我用維諾格拉得斯基氏燒瓶,其內注入 250 毫升的水(当然是沒有經過灭菌的)。在 $25-30^\circ\text{C}$ 的溫度下,燒瓶內的液体表面很快地佈滿了薄膜,显微鏡檢查下,其中可以显有很多的小球菌。不久,这些細菌居民的第一批开路先鋒就溶解消失,代之而起的是很大的桿菌,組成肉眼易見的团塊,呈漂浮在液体中的絮花狀。首先是从

溶解过程中的硝化細菌細胞进入水中的那些有机化合物，可以作为这些类型的营养物的源泉。不过，除此之外，毫無疑問的，別的有机和無机物（經常存在於實驗室和住房空气中的，为量極微，但为了滿足某些微生物的碳和氮的需要則是足够的）也是可以被利用的。

这个新結論是根据我在最近几年（霍洛得尼，1943—1951）所發表的多次实验得出的。它們証明，有大批的，按自己的成員来看是極多样化的微量(oligotrophic)营养微生物，能以从空气中吸收揮發性的有机化合物。對於卡里年柯的那些培养（它們接受的鉄不是呈鉄鉍复鹽状态而是呈硝酸鹽状态）来講，这些揮發性化合物显然是主要的营养源。微生物之在溶液表面生長成膜狀，就是要使它們易於从空气中吸收营养物質。

当然，所有这些我們關於卡里年柯实验中的缺絲細菌和“嗜鉄黏液球菌”营养方式的推測，都是具有假設性質的，並且都是缺乏实验考驗的，不过畢竟我們覺得，它們比起作者本人根据这些实验所作的結論（即他所研究的兩種类型都具有行無机营养的能力）来要可能得多了。

卡里年柯在自己的实验中所用的鉄的氧化性化合物，並不儲有自由的化学能，以为無机营养的鉄細菌用来滿足自己的生活需要。問題自然而然地發生了：如果它們在不含有氧化亞鉄的溶液中繁殖的話，那么什么样的化学过程才能給予这些微生物以必需的能量呢？作者在自己著作的主要部分中迴避了这个問題，我們只能从“結論”的簡短意見中看出，根据他的意見，“膠态氧化鉄之从可溶状态轉变成不溶解状态，乃是放能的过程，鉄細菌借此以維持自己的生活……。”同时作者显然也注意到了电学現象的能（和在其分散性程度改变时，也就是在鉄的氧化性化合物从分子或膠态溶液状态轉变为無定形沉淀，或凝膠体状态时，微粒电荷之丧失有关）。

我們不准备在这里参与这个从理論上看来很少可能性的假定的討論。只有在弄清楚了無机营养鉄細菌是否真正能在卡里年柯所倡議的矿質基質上生長的时候,才能討論这个問題。他在被批評的著作中所記載的試驗,根据我們看来,在这方面是完全不足信的。不过我們畢竟不能不向作者提出一个問題。如果同意他承認缺絲細菌——無机营养类型能以用培养基中鉄分散性程度改变时所放出的能量来满足需要的話,那么怎样把它和下面的一个事实統一起来呢?这个事实就是氢氧化鉄只在該線狀鉄細菌皮鞘的基部和固着盤中沉积,而菌体之其余很大一部分則完全沒有鉄的沉淀。显然只在細胞表面發生的作用的能量(因为膠态鉄不滲透入細胞內),能不能参与在原生質中进行的合成反应呢?

在同一“結論”中我們还發現有这样的断言“呈鹼性而無毒的膠态氧化鉄是适於研究鉄細菌生理学的基本問題的。”这个結論从何而来呢?作者用这个新方法,解决了鉄細菌生理学中的哪一个問題呢?作者誠然成功地,使花囊鞭虫膠質小莖,和缺絲細菌皮鞘为鉄所浸潤,並且也模倣了在自然界中在完全另一种情况下所發生的現象,但是这些实验對於鉄細菌生理学又有什么关系呢?难道在鉄泉和其他的貯水池等,鉄細菌可以正常發育的地方,它們也和“呈鹼性形态膠質氧化鉄”有关系嗎?研究任何生物的正常生理学,只能尽可能地恢复其天然居住地的一切条件,而不能把它們放在人工的,完全不适合其需要的条件下进行,这难道不是明显的嗎?但是卡里年柯所配制的培养基,实际上是反常的,是不适於真正鉄細菌的發育的,这可以通过下列事实看得出的,即他並不能成功地在这种培养基上培养任何一种的,在自然界中分佈得像赭色絲細菌、厚鞘絲細菌、旋轉絲細菌、嘉氏鉄柄桿菌等那样广的鉄細菌。

我們不知道作者憑什么要选择这样一个奇怪的“迂迴”途徑,来研究“鉄細菌生理学上的基本問題”。我們並不無限地反对“迂

迴途徑”：科学上，如果因为有某种原因不能通过直接途徑达到目的的話，有时也只好採用迂迴途徑。我們只反对那些“不顧理智，違反自然”的途徑，特别是在有寬敞而直接可以达到目的途徑可供選擇的时候。在当时情况下，这样一个捷徑已經由維諾格拉得斯基 1888 年的著作指出了，並且暫時还没有任何理由要离开这个途徑。

* * * *

C. H. 維諾格拉得斯基在自己比較近的著作(1925—1940)中，一再地強調“生态学原理”在研究土壤和其他微生物时的重要意义。这种原理的實質可以用下列方式加以表达。

如果我們自己抱定目的，要研究某种微生物的正常形态学和生理学，如果我們期望對於作为它的遺傳特征的綜合性質，和它所持有的生活史（个体發生）有个正确概念，那么我們就應該尽一切可能，使我們實驗室中的實驗，能以最完备地最确切地仿倣，这种微生物在自然界中生活与發育时所必須的一切外界——物理化学和生物学的——环境条件。

这个原理的正确性已为維諾格拉得斯基本人許多出色的研究工作多次地証实了，从他上世紀已經發表了的硝酸化細菌的古典著作开始；到他最新的报导（關於同一硝酸化的，以及固氮的和分解纖維素的微生物的）为止。

研究微生物的生态学态度的正确性也是有理論上根据的：研究任何微生物，把它和其天然环境分割开来，或者是在完全与其历史上形成的需要不相符合的环境中来研究它們，那就是意味着違背了，任何一个观点正确的現代微生物学家都應該以之指导自己工作的，达尔文主义和辯証唯物主义的基本原理。

忽視这些基本真理，不可避免的要走向迷途和得出錯誤的結論，微生物学史中充滿有这类的例子。在最新的微生物学文献中，特别是闡述鉄細菌的文献中也常常發現。其中卡里年柯的很多著

作就是如此。卡里年柯著作之中的一个，我們剛剛討論過了。現在再來簡短地討論一下另外的兩個(卡里年柯，1940)。

作者為自己定下的任務，是要分離和研究自然界中分佈最廣的鐵細菌——赭色絲細菌的純培養。這種微生物所經常居住的地方是，水比較清潔(也就是缺乏有機質)，流動緩慢，含有相當大量的重碳酸亞鐵的貯水池。後一個條件是絕對必需的：在完全沒有氧化亞鐵的水里是永遠也不能發現有赭色絲細菌的。在比較大的貯水池里，鐵的亞氧化性化合物只在水的底層上才能發現，赭色絲細菌就往往只定居在淺的沿岸的，氧氣和重碳酸亞鐵同樣豐富的地區。這種鐵細菌的不含有活細胞的，僅僅是空的皮鞘常常被水流帶至比較深的，缺乏氧氣的地方。

直接觀察的資料就是這樣，甚至就是在表面上熟悉了自然界中鐵細菌棲生地的條件的時候也常常能証實這一點。按理，卡里年柯要根據這些資料和遵循上述的生態學原理，為達到自己所擬定的目的，應當試一試在實驗室條件下重建多少近於赭色絲細菌在自然界中生活的條件。但是，作者寧願採取了另一條途徑。

為了累積赭色絲細菌，他使用干草湯和矽酸鐵，為了分離純培養——瓊膠和檸檬酸鐵銨。換句話說，作者从一开始起所使用的營養基質，就顯然是截然不同於自然界中赭色絲細菌發育所在的环境：這些基質不含有可溶性的碳酸亞鐵而富有有機物質。

應該指出，在用鐵細菌作研究工作時，使用檸檬酸鐵銨並不是新發現。阿德勒爾早在1904年和莫立施在1910年就已經把屬於兼性營養型微生物的厚鞘絲細菌，培養在含有這種鹽的基質上了。稍後高爾傑爾(1919)証明，土壤細菌之中有很多的类型，可以从檸檬酸鐵銨中取得其有機組成部分的氮，鐵則从溶液中下沉呈氫氧化化合物狀態。

卡里年柯所獲得的結果，和莫立施與高爾傑爾的古老資料比較起來也沒有什麼新的東西；他成功地在檸檬酸鐵銨瓊膠上分離

和培养到和厚鞘絲細菌。有某些类似,但截然不同於典型赭色絲細菌的線狀細菌的集落。虽然如此,但是該类型的細菌是否是屬於厚鞘絲細菌也是極可怀疑的:它之不同於后者,在於細胞寬度較大,在於皮鞘的結構。比較可能的是,卡里年柯所分离到的細菌應該算作是絲細菌屬中的,無数个与鉄細菌毫無共同之点的代表中的一个。線体的膠質皮鞘之为氧化鉄滲透,並不和这种推測抵触,因为上述現象在很多棲息在鉄質水中的細菌与藻类中也是可以看到的。

区别卡里年柯的細菌和典型赭色絲細菌的特征是很多的,而且是十分清楚的,为了比較明白起見,把這兩种类型的特性加以对比(參閱 212 頁的表)。

但是,所有这些很多而显著的区别,並沒妨碍卡里年柯把他所分离到的細菌說成是“典型的赭色絲細菌”。

当一个研究对象为另一个很少与之相同的研究对象替换之后,作者以后的一切論点自然而然地就可以了解了:所有如今已被前輩研究工作者所确定了的關於真正赭色絲細菌的事实,都被宣佈为是不正确的或是可疑的,因为不符合卡里年柯所分离到的,並且被他錯誤的当做是典型鉄細菌的微生物的特性。作者根据用假想的赭色絲細菌作的試驗,所得到的結論,自动地推广及於整个鉄細菌,終於使他得出了似是而非的結論,“鉄細菌不氧化,而是溶解和还原鉄”,也就是說使他得到了一个根本和所有如今可以从自然界中的观察,以及大批的實驗室实验(關於鉄細菌生理組的)得到的結論相抵触的結論。

由此可見,一个工作,开始时方法不正确,再繼之以一系列的錯誤之后,自然地就会得出十分荒謬的結論来,这些結論整个說来不是別的,而是莫立施的古老的見解大大地惡化了的变态。試圖在鉄細菌生理學中,帶入“某些新的事物”,而同时不只企圖忽略“生态学的原理”,还企圖忽視正确的自然科学研究的比較普遍的

原則,那么必然不出意料之外,这种試圖一定是不会产生任何肯定性的結果的。

赭色絲細菌和卡里年柯細菌的特性

赭 色 絲 細 菌	卡 里 年 柯 分 离 得 的 細 菌
1. 細胞寬度不超过 1μ	1. 細胞寬度 $1.2-1.4\mu$
2. 綫体很長,几乎从不形成渦紋	2. 綫体較短而弯曲
3. 綫体自由漂浮	3. 綫体以一端固着不动
4. 从不分枝	4. 常有假分枝
5. 皮鞘由無机的含鉄物質組成,在鹽酸中完全溶解,在異營性微生物作用下,不破坏	5. 皮鞘由有机物質組成,不溶於鹽酸中,在異營性微生物作用下,逐漸破坏
6. 細胞原生質中,用 $K_4Fe(CN)_6 + HCl$ 处理,現有氫氧化鉄的团塊	6. 細胞原生質中,沒有氫氧化鉄
7. 在只含有微量有机質和碳酸亞鉄的溶液中,生長極好	7. 在只含有微量有机質(自来水)和碳酸亞鉄的溶液中完全不生長

*

*

*

最后讓我們从論鉄細菌的最新的国外文献中,選擇几篇著作來討論一下。

普林格斯赫姆(Pringsheim, 1949)的評論文章是值得加以注意的。作者是藻类学專家。但是,他所起草的彙報是有着確切的意义的,並且把从我的專著(霍洛得尼,1926a)出版之后二十年,直到1947年,在国外所作的關於研究鉄細菌方面的工作做了一个介紹。

普林格斯赫姆特別注意於,不要在文献中涉及關於鉄細菌的變異性問題,關於細菌的變異問題,他自己的研究已經加以闡述了。綫狀鉄細菌是这些研究工作的对象,作者从而作出結論道,任何很熟悉这組微生物的研究工作者,都是完全不可相信的。恰恰是普林格斯赫姆肯定,所有如今已記載了的絲細菌屬中的各种鉄細菌,以及他錯誤地把它当作是鉄細菌的 *Cladothrix dichotoma*,不是

別的而是 1833 年寇青格 (Kützing) 所記載的名之曰 *Sphaerotilus natans* (廣泛分佈的線狀類型, 常在富有腐敗動植物遺體的, 高度污染了的水中形成稠密菌叢) 的各種可逆性的變種。

根據作者的意見, 這些變種之所以發生, 主要是決定於環境周圍液體中的化學組成, 首先決定於已溶解的有機質和鐵的亞氧化鹽類的量的對比。這樣, 在維諾格拉得斯基 (1888) 用人工沼澤所作的實驗中, 根據普林格斯赫姆的意見, 球衣細菌屬 (*Sphaerotilus*) 首先以鞘絲細菌屬 (*Cladothrix*) 姿態出現, 其後, 當溶液中有機質含量大大減少的時候, 鞘絲細菌屬再變成絲細菌, 並且這樣一種變化, 是可以直接地在顯微鏡下看到的。

所有這些斷言, 和左甫夫等人的多形性見解有着明顯相似的地方, 其根據何在呢?

作者為自己的結論尋找依據, 主要地是根據觀察人工培養基中的類型的更替情況 (這些人工培養基接種有, 取自自然界中天然所在地的, 或是取自早已分離到的培養的, 原始類型 (*Sphaerotilus natans*) 的一個或若干個線體)。

讓我們來簡短的介紹一下普林格斯赫姆在這些實驗時, 所使用的一系列的方法。用毛細管分出典型線體或其團塊, 重復用無菌液體洗滌。繼之以接種至一含有少量肉湯或土壤浸出液與 0.01% 硫酸錳的琼膠平板上。把在琼膠上長出的弧立集落用毛細管取下, 以同一種方法移種至新的營養琼膠上。重復後一個手續, 直至獲得“純培養”, 其純化程度, 可以用接種至富有有機質的培養基上的方法加以檢查, 或是直接在顯微鏡下進行觀察。正如作者本人所報導的, 這時很多培養都含有雜菌。但是, 普林格斯赫姆沒有重視這種情況, 忘記了在研究關於任何類型變異性的範圍與性質的問題時, 具有絕對純化的原始培養乃是必需的条件。正如我們早已指出的, 要獲得無論那一種線狀細菌的純培養, 是極其困難的, 因為它的表面粘有雖在顯微鏡下也不易看出的雜菌細胞, 可以

在条件变得有利於它們的时候生長得很茂盛。不容置疑，在普林格斯赫姆的實驗中，所看到的正是这种現象，正是这些實驗使他得出了似是而非的結論，說，*S. natans* 可以变成別的屬或种——对环境的要求不同，生物化学和生理学过程的性質与方向不同，形态和个体發育的特性也不同。

由此可見，普林格斯赫姆的實驗，應該認為是完全不能証实的，關於線狀鐵細菌的變異性問題，和以往一样，仍然是一个悬案。

普林格斯赫姆的評論所提到的其他作者的著作之中，應該注意的是契洽曼 (Teichmann, 1935) 的資料，他成功地把嘉氏鐵柄桿菌和旋轉絲細菌培養在純無機培養基中，並且使用了李斯克 (1911) 的方法来培养嘉氏鐵柄桿菌。和李斯克不同，契洽曼在自己的嘉氏鐵柄桿菌培養中，看到了大批的这种鐵細菌的典型活細胞。为了培养旋轉絲細菌以及嘉氏鐵柄桿菌，契洽曼所使用的培養基，成分如下：0.1% KNO_3 ，0.01% K_2HPO_4 ，0.01% MgSO_4 ，0.001% FeSO_4 (pH約6，溫度6—10°C)。这些實驗証实了，不只是嘉氏鐵柄桿菌，还有旋轉絲細菌的自養性質。

契洽曼断言，旋轉絲細菌的皮鞘最初好像是个整的鐵管，后来分裂成無數的細的小帶，小帶邊緣捲起形成管狀長圓形細毛，这种断言是不符合实际情况的。

普林格斯赫姆十分詳細地討論到阿根廷女研究工作者卡塔爾姬 (Cataldi, 1937, 1939) 的實驗，卡塔爾姬曾把各种的絲細菌培養在有机培養基上，和卡里年柯情况类似，結論道，这些种的鐵細菌是沒有进行自養性營養的能力的。普林格斯赫姆正确地指出，這兩位作者，重复了莫立施的意見，犯了就我們現在来講，已經是過时的了錯誤。

和卡里年柯不同，卡塔爾姬企圖把絲細菌培養在純無機溶液中。但是，正如普林格斯赫姆所指出的，她的實驗容器中的条件可使鐵的亞氧化性鹽类立即遭受純化学氧化，而不能被鐵細菌所

利用。因此卡塔尔姬所获得的否定性結果並不具有任何意义。普林格斯赫姆本人抱有这种見解，即某些鉄細菌的化能自养性营养是極為可能的，但是暂时还不能完全确实地加以肯定。他指出，在用自养性鉄細菌作实验时，必須考虑到它們的生态学特性，特别是要考虑到它們能很好發育的只有在氧化性与还原性区域之交界。实验中重建相应条件是十分困难的。

同时應該提一下普林格斯赫姆的下列說明，鉄細菌的小莖和皮鞘的顏色，純然決定於其中錳的含量：有錳时，呈現比較深的褐色（厚鞘絲細菌）；如只含有鉄，則它們呈淺黃色（赭色絲細菌）。

作者把各个研究工作者所提出的鉄細菌的名称和同义語整理成一个十分完善的名录。这个名录包括 130 个以上菌名，可以作为在这門微生物学中（我們已經指出的）毫無根据地創造菌种的証明。

* * * *

最近几年（1947—1951）發表的，尚未包进普林格斯赫姆的評論中的若干論文，也是闡述鉄細菌生理学的。

比較有意义的是鉄姆甫和科墨尔（Temple and Colmer, 1951）的著作。可动的不形成孢子的桿菌是他們研究的对象，是从含有很多溶解了的氧化亞鉄的煤坑的酸性排水 中分离出的。这种微生物在形态特征上以及某些生理特性上非常像氧化硫桿菌（*Thiobacillus thiooxidans*）。和后一种細菌一样，它可以借硫代硫酸鹽氧化的能量以行自养性营养，但是和它不一样的是，具有强烈氧化氧化亞鉄的能力，能以利用由此所放出的能量以同化二氧化碳：也就是表現有，維諾格拉得斯基名之曰自养性鉄細菌的特性。因此作者把它叫做氧化亞鉄硫桿菌（*Thiobacillus ferrooxidans*）。但是鉄姆甫和科墨尔所記載的微生物是能以在强酸溶液中（ $\text{pH} = 2.0 - 2.5$ ）繁殖和氧化 FeO 的，这一点和自然界中分佈廣泛的，这一生理組的常見代表，是不相同的。它的这个特性特別利於

研究其营养和呼吸生理学，因为培养基的酸度高， FeO 不可能为空气中氧气进行純化学氧化，同时大部分的杂菌也不能發育。

作者为了培养氧化亞鉄硫桿菌(*Thiobacillus ferrooxidans*)，使用了具有如下成分的無机培养基：0.1% $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ，0.05% $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 或 NaNO_3 ——在蒸餾水中，以 H_2SO_4 酸化至 $\text{pH} = 2.0 - 2.5$ 。再加 $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ，使氧化亞鉄含量相当於每立升溶液中含有 2—26 克。使用之前，溶液或者在高压灭菌鍋中灭菌，或用蔡司氏濾器過濾。在高压灭菌过程中，少量的鉄下沉为氢氧化鉄状态的沉淀。清楚地可以看出，在溶液中鉄的含量小於 125 毫克/升时，是毫無生長的。关于这点，需要回忆一下杜罗夫斯卡娅 (Turowska) 的說明，就是，鉄細菌为了要維持它們的正常生命活动随着培养基酸度的提高，需要濃度比較高的鉄的亞氧化性化合物。

为了避免有机物質从各方面浸入培养基中，进行实验时一切必須的預防措施都要採取。作者們預料到了硝酸化作用的可能性（这个可能性看来已被排除掉了）。加之，其中所有氨的氧化作用，都不能使实验中所看到的有机質有所增加。

被氧化了的氧化亞鉄和細菌所合成的有机物質的精确定量，証明，氧化作用产物之量——氢氧化鉄——和細胞所累积的有机化合物之量之比，符合於斯达基 (Starkey, 1945) 對於自养性鉄細菌在理論上所計算出的大小，也就是大約等於 500:1。用於同化 CO_2 的氧化作用的能量利用率，很近似於对其他化学合成反应所确定的大小(3.2%)。

鉄姆甫和科墨尔在結束討論自己的实验資料的同时，指出，他們所記載的微生物是完全符合於維諾格拉得斯基(1922)關於自养性鉄細菌的概念的。“有見及此，——他們写道——决不能沒有足够証据就否認別的鉄細菌有利用鉄氧化的能量的可能。現在應該認為輕率的断言这种机制的不可信是毫無根据的”。同时作者指

出,他們的研究工作尚不能証明,那些早已記載了的別的鉄細菌是否也有化能-自养性机制的存在。

鑒於后一个意見,應該提到沙尔脫利和梅靄 (Sartory et Meyer) 的兩個报导(1947, 1948)。作者在研究梅利輕根(瑞士)地方的無机鉄質泉水时,在这种水中發現有赭色絲細菌与嘉氏鉄柄桿菌的茂盛菌叢。后来,他們成功地,正如他們所肯定的,首先分离出了這兩种鉄細菌的混合培养,繼之,又分出了它們的純培养。为了获得混合培养,沙尔脫利和梅靄使用的無机溶液有如下的成分:

梅利輕根地方的無菌泉水	1,000 毫升
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	1.00 克
K_2HPO_4	0.10 克
MgSO_4	0.05 克
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0.02 克
鉄屑	0.50 克

在这种不含任何有机物質的培养基中,看到有鉄細菌的生長,看到在化学合成作用中进行硫的累积:在三週內,根据作者們的檢定,其量从 8.6 达到 11.3 毫升/克。可惜,沙尔脫利和梅靄,与李斯克当时一样,忽視了硝酸化作用是在上述成分的無机溶液中进行的。

为了把兩種鉄細菌分开以获得它們的純培养,作者們所使用的培养基(在有硫酸鉄与錳存在时)含有葡萄糖与蛋白胨。在这种培养基中嘉氏鉄柄桿菌完全不發育,所出現的只是可动的,長 3—6 μ , 寬 0.8—1.2 μ 的桿菌,它們不可以相連成綫体亦不形成皮鞘。虽然它們有这些特性,沙尔脫利和梅靄还是把它們算作是赭色絲細菌,这当然是毫無根据的。

分离嘉氏鉄柄桿菌純培养的試驗是比較恰当的。为了达到这个目的,可以使用新配的固体培养基,其組成如下:

梅利輕根(Мельтинген)地方的無菌泉水	1,000 毫升
硫酸錳	0.1 克
琼膠	15 克

作者們在這種培養基 ($\text{pH}=7.8$) 上 (在三角瓶中), 分別地培養嘉氏鐵柄桿菌和他們將其當作是赭色絲細菌的那種類型的細菌。如果把排除了二氧化碳的空氣引入瓶中, 那麼可以看到嘉氏鐵柄桿菌有微弱生長, 36—48 小時後即已停止。絲細菌在這種條件下生長得比較茂盛, 但無顯而易見的皮鞘形成。

如果後來在同一瓶中, 引入含有二氧化碳的空氣, 則嘉氏鐵柄桿菌的生長即行恢復。至於絲細菌如何調節, 則作者們沒有報告。但是他們認為, 他們的實驗證明了後一個類型的兼性營養性, 而嘉氏鐵柄桿菌, 根據他們的意見, 則應該算作是典型無機氧化者, 對於它來講, 空氣中的二氧化碳乃是唯一的碳源。

應該承認, 沙爾脫利和梅靄的實驗 (在這個實驗中, 這些作者們頭一次成功地固體的, 除了含琼膠之外, 不含其他任何有機質的營養基質上培養嘉氏鐵柄桿菌), 作為早已記載了的李斯克實驗的補充來講, 具有確切的意義。

我們看到, 最近幾年內所發表的一些外國作者的研究工作, 提供出了一系列的新的實驗上的證據, 證明有自養性鐵細菌的存在。不容懷疑, 維諾格拉得斯基見解的擁護者和莫立施見解的擁護者之間的, 長年累月的爭論, 不久的將來, 將以傑出的俄羅斯的科學家觀點獲得了全盤勝利而告終。

参 考 文 献

- Адлер О. (Adler O.). Über Eisenbakterien in ihrer Beziehung zu den therapeutisch verwendeten natürlichen Eisenwässern. Cbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 11, 1904.
- Eisenwässer und Eisenbakterien. Ztschr. f. Kurortwiss., I, H. 4, 1931.
 - Über die Haltbarkeit natürlicher Eisenwässer. Arch. of medic. Hydrology, Jan., 1935.
- Бенеке В. (Bencke W.). Bau und Leben der Bakterien, 1912.
- (Bencke W. u. Jost L.), Pflanzenphysiologie, Bd. I, 1924.
- Брусов А. (Brusoff A.). Ferribacterium duplex, eine stäbchenförmige Eisenbakterie. Cbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 45, 1916.
- Über eine stäbchenförmige, kalkspeichernde Eisenbakterie aus dem Klärschlamm einer biologischen Abwasserkläranlage. Cbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 48, 1918.
- Бюсен М. (Büsen M.). Kulturversuche mit Cladothrix dichotoma. Ber. d. Deut. Bot. Ges., Bd. 12, 1894.
- Буткевич В. С. Образование морских железо-марганцовых отложений и участвующие в нем микроорганизмы. Труды Морск. научн. инст., т. III, вып. 3, 1928.
- Вартазаров С. Я. Бактериальная коррозия металлических напорных трубопроводов. Гидротехн. строительство, № 10, 1950.
- Вернадский В. И. Записка об изучении живого вещества с геохимической точки зрения. Изв. Росс. Акад. Наук, 1921.
- Химический состав живого вещества. Изд. «Время», 1922.
- Вилле Н. (Wille N.) Algologische Mitteilungen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 18, 1887.
- Виноградский С. Н. Über Schwefelbakterien, Bot. Zeitung, 1887.
- Über Eisenbakterien, Bot. Zeitung, 1888.
 - Eisenbakterien als Anorgoxydanten. Cbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 57, 1922.
 - Ferrobactéries. Travaux recents. Bull. Inst. Pasteur, v. 26, 1928.
- Гайдуков Н. М. Über die Eisenalge Conferva und die Eisenorganismen des Süßwassers im allgemeinen. Ber. d. Deut. Bot. Ges., Bd. 23, 1905.
- Гальворсон Г. (Halvorson H.), Studies on the transformation of iron in nature. III. The effect of CO₂ on the equilibrium in iron solutions. Soil Science, V. 32, No 2, 1931.
- Гансгирг (Hansgirtg). Algenflora von Böhmen, II, 1893.
- Ганштейн (Hanstein). Sitzber. d. niederrhein. Ges. in Bonn. 6 Mai 1878.
- Гардер Э. (Harder E. C.). Iron depositing Bacteria and their geologic relations, U. S. Geol. Surv., 1919.
- Гассак Ц. (Hassack C.) Über das Verhältnis von Pflanzen zu Bikarbonaten und über Kalkinkrustation Unters. Bot. Inst. Tübingen, Bd. 2, 1887.

- Гикльгорн И. (Gickl'horn J.). Studien an Eisenorganismen. I Mitt.: Über die Art der Eisenspeicherung bei Trachelomonas und Eisenbakterien. Sitzber. d. Akad. Wiss. Wien Mat.-nat., Kl., Alt. I. Bd. 129, 1920.
- Гоппе-Зейлер Ф. (Hoppe-Seyler F.). Über die Gärung der Zellulose mit Bildung von Methan und Kohlensäure. Ztschr. f. physiolog. Chemie, Bd. 10, 1886.
- Гриффитс (Griffith). Ann. and Mag. of nat. Hist., II Ser., V. 12, 1853.
- Грунер Дж. (Gruner J.). The origin of sedimentary iron formations. Econom. Geology, V. 17, 1922.
— Contributions to the geology of the Mesabi Range. The Univ. of Minnesota Geol. Surv., Bull. 19, 1924.
- Дементьев К. И. Железобактерии Старорусских минеральных источников и озер. Микробиология, т. 10, вып. 3, 1940.
- Джэксон Д. (Jackson D.). A new species of Crenothrix. Trans. of the Amer. microsc. Soc., V. 23, 1902.
- Дорф П. (Dorff P.). Die Eisenorganismen. Systematik und Morphologie. Pflanzenforschung, H. 16, 1934.
- Зюссенгут К. (Suessenguth K.). Zur Kenntnis der Eisenbakterien der Gallionella-Gruppe. Cbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 69, 1927.
- Кайё А. (Cayeux H.). Introduction à l'étude des roches sédiments, 1916.
- Калиненко В. О. Развитие железобактерий на коллоидном окисном железе, Микробиология, т. 8, вып. 1, 1939.
— Выделение чистой культуры Leptothrix ochracea. Микробиология, т. 9, вып. 6, 1940
— О критических замечаниях Н. Г. Холодного. Микробиология, т. 10, вып. 6, 1940
- Катальди М. С. (Cataldi M. S.). Aislamento de Leptothrix ochracea en medios sólidos a partir de cultivos líquidos. Folia biol., B.-Aires, 1937
— Estudio fisiológico y sistemático de algunas Chlamydobacteriales. Doctor-thesis. B.-Aires, 1939.
- Кларк Ф. (Clarke F.). The data of geochemistry. 3. ed. U. S. Geol. Surv. Bull. 616, 1916.
- Кляйфер А. и ван Ниль К. (Kluyver A. u. van Niel C.). Über Bacillus funicularius n. sp. nebst einigen Bemerkungen über Gallionella ferruginea Ehrenberg. Planta, B. 2, 1926.
- Клебс Г. (Klebs G.). Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. Bot. Inst. Tübingen, Bd. 2, 1886.
- Колк Л. (Kolk Laura). A comparison of the filamentous iron organisms, Crenothrix fusca Rose and Crenothrix polyspora Cohn. Amer. Journ. Bot., V. 25, No 1, 1938.
- Кольквиз Р. (Kolkwitz R.). Schizomycetes in «Kryptogamenflora der Mark Brandenburg», Bd. 5, 1909.
- Кон Ф. (Cohn F.). Über den Brunnensfaden (Crenothrix polyspora). Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. I, 1875
— Untersuchungen über Bakterien. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 1, 1875.
- Кубена В. (Kubiens W.). Mikropedologie. Biol. generalis, Bd. 7, L. 2, 1932.
- Кютцинг Ф. (Kützing F.). Phycologia generalis. 1843.
— Tabulae phycologicae. Bd. III, Taf. 48—49, 1853.
- Лёнис Ф. (Löhnis F.). Vorlesungen über landwirtschaftliche Bakteriologie, 1913.

- Лиске Р. (Lieske R.). Beiträge zur Kenntnis der Physiologie von *Spirophyllum ferrugineum*, einem typischen Eisenbakterium. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 49, 1911.
- Zur Ernährungsphysiologie der Eisenbakterien. Cbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 49, 1919.
- Bakterien und Strahlenpilze (im Handb. d. Pflanzenanat. von K. Linsbauer, Bd. 6), 1922.
- Allgemeine Bakterienkunde, 1926.
- Мигула В. (Migula W.). Über *Gallionella ferruginea* Ehrenb. Ber. d. Deut. Bot. Ges., Bd. 15, 1897.
- System der Bakterien, Bd. 2, 1900.
- Мийоши М. (Miyoshi M.) Über das massenhafte Vorkommen von Eisenbakterien in den Thermen von Ikaō. Journ. Coll. Sc. Univ. Japan, V. 10, Part II, 1897.
- Молиш Г. (Molisch H.). Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. 1892.
- *Siderocapsa Treubii* Molisch, eine neue, weit verbreitete Eisenbakterie. Ann. Jard. Buitenzorg, Suppl. 3, 1909.
- Die Eisenbakterien, 1910a.
- Über die Fällung des Eisens durch das Licht und grüne Wasserpflanzen. Sitzber. Wien. Akad., Mat.-nat. Klasse, Bd. 119, Abt. I, 1910b.
- Die Eisenorganismen in Japan. Sc. Rep. Tohoku Univ., 4 Ser. Biol., Bd. I, 1925.
- Надсон Г. Микроорганизмы как геологические деятели, 1903.
- Науман Э. (Naumann E.). Untersuchungen über Eisenorganismen Schwedens, I. Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. I, Bd. 62, T. 4, 1921.
- Untersuchungen aus dem Öresund. X. Lunds Univ. Årsskrift, N. F., Avd. 2, Bd. 19, 1923.
- Über den Begriff «Eisenorganismus». Ber. d. Deut. Bot. Ges., Bd. 46, 1928a.
- Siderogene Organismen und die Bildung von Seenerz. Ber. d. Deut. Bot. Ges., Bd. 46, 1928b.
- Streitfragen der Eisenbakterien-Forschung. Cbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 78, 1929.
- Омелянский В. Л. Основы микробиологии. М., Биомедгиз, 1926.
- Ольтманс Ф. (Oltmanns F.). Morphologie und Biologie der Algen. 2 Aufl., Bd. I, 1922—23.
- Пак Э. (Pákh E.) Die Eisenbakterien Ungarns. Folia cryptogamica, I, 1926.
- Пашер А. (Pascher A.). Реферат в «Archiv f. Protistenkunde», Bd. 48, 1924.
- Перфильев Б. В. К микрофлоре сапропеля. Изв. сапропел. комит., вып. 1, Пр., 1921.
- Новые данные о роли микробов в рудообразовании. Изв. геол. ком., т. 45, 1927.
- Преображенская М. Р. К экологии и биологии железобактерий. Микробиология, т. 6, вып. 3, 1937.
- Прингсгейм Э. (Pringsheim E. G.). Iron bacteria. Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc., V. 24, No 2, 1949.
- Прингсгейм Н. (Pringsheim N.). Über die Entstehung der Kalkkrustation an Süßwasserpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 19, 1888.
- Сартори А. и Мейер Ж. (Sartory A. et Meyer J.). Contribution à l'étude du métabolisme hydrocarboné des bactéries ferrugineuses. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, V 225, No 13, 1947.
- Contribution à l'étude de l'évolution physiologique de deux bacté-

- ries ferrugineuses. Leurs facteurs d'énergie et de synthèse. *Compt. Rend. Acad. Sc. Paris*, V. 226, No. 1948.
- С в и т а л ь с к и й Н. И. Железорудное месторождение Кривого Рога и генезис его руд. Изв. Геол. ком., т. 43, 1924.
- С т а р к и Р. (Starkey R.). Precipitation of ferric hydrate by iron bacteria, *Science*, V: 102, 1945.
- (Starkey R. a. Halvorson H.). Studies on the transformation of iron in nature, II. The importance of the microorganisms in the solution and precipitation of iron. *Soil Science*. V. 24, 1927.
- Т е й х м а н Э. (Teichmann E.). Vergleichende Untersuchungen über die Kultur und Morphologie einiger Eisenorganismen. *Diss. Prag*. 1935.
- Т е м п л ь К. и Колмер А. (Temple K. a. Colmer A.). The autotrophic oxidation of iron by a new bacterium: *Thiobacillus ferrooxidans*. *Journ. Bact.* V. 62, No. 5, 1951.
- Т у р о в с к а И. (Turowska Ir.). Badania nad warunkami życia bakterij zelazistych. *Rozpr. wydz. mat.-przyr. Polsk. Akad. Um.* T. 69, No. 8, 1929.
- Études sur les conditions vitales des bactéries ferrugineuses. *Bull. Acad. Polon. des Sc.*, S. B(1), 1930.
- Ф и ш е р А. (Fischer A.). Untersuchungen über Bakterien. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 27, 1895.
- Х о л о д н ы й Н. Г. Железобактерии и водоросли. Изв. Петрогр. Научн. инст. им. Лесгафта, т. 5, 1922.
- О накопляющих железо жгутиковых *Spongomonas* и *Anthophysa*. *Арх. русск. протист. об-ва*, Т. 2, 1923.
- Zur Morphologie der Eisenbakterien *Gallionella* und *Spigophyllum*. *Ber. d. Deut. Bot. Ges.*, Bd. 42, 1924a.
- Über neue Eisenbakterien aus der Gattung *Leptothrix* Kütz. *Cbl. f. Bakt.*, II Abt., Bd. 61, 1924b.
- Die Eisenbakterien. Beiträge zu einer Monographie. *Verl. G. Fischer, Jena*, 1926a.
- Материалы к экологии железобактерий в связи с вопросом о биохимическом происхождении некоторых железных руд (на укр. яз.). Труды физ.-мат. отд. УАН, т. 2, вып. 4, 1926b.
- Наблюдения над микрофлорой сернистых и железистых вод Кавказа (на укр. яз.). Труды физ.-мат. отд. УАН, т. 3, вып. 7, 1927.
- Über sogenannte Eisenorganismen und die Naumannschen Methoden der Eisenbakterienforschung. *Ber. d. Deut. Bot. Ges.*, Bd. 46. H. 5, 1928.
- Zur Kenntnis der Eisenbakterien aus der Gattung *Gallionella*. *Planta*. Bd. 8, H. 1 2, 1929.
- Почвенная камера как метод исследования почвенной микрофлоры. *Микробиология*, т. 2, вып. 4, 1934.
- Methoden zur Kultur der Eisenbakterien. *Handb. d. biol. Arbeitsmeth.*, v. E. Abderhalden. Abt. XII, T. 2, 1935.
- О выделении летучих органических соединений живыми организмами и об усвоении их микробами почвы. Докл. АН СССР, т. 41, № 9, 1943.
- О воздушном питании почвенных микроорганизмов. *Микробиология* (сборн. в честь Б. Л. Исаченко). 1945.
- О летучих органических выделениях почвы. Докл. АН СССР, т. 80, № 3, 1951.
- Поглощение почвой органических веществ атмосферы. Докл. АН СССР, т. 80, № 4, 1951.
- Ц о п ф (Z o p f). Zur Morphologie der Spaltpflanzen, 1882.
- Ч а п е к Ф. (Szarek F.). *Biochemie der Pflanzen*, Bd. 2, 1905.

- Червинский В. Н. Химический состав колонны осадочных пород г. Киева. Зап. Киев. об-ва естеств., т. 26, вып. 1, 1917.
- Шверс Г. (Schwers H.). *Megalothrix discophora*, eine neue Eisenbakterie. Cbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 33, 1912.
- Шорлер Б. (Schorler B.). Beiträge zur Kenntnis der Eisenbakterien. Cbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 12, 1904.
- Die Rostbildung in den Wasserleitungsröhren. Cbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 15, 1906.
- Эллис Д. (Ellis D.). A contribution to our knowledge of the thread-bacteria. I Cbl. f. Bakt., II Abt. Bd. 19, 1907.
- A preliminary notice of five new species of iron-bacteria. Proc. R. Soc. Edinburgh, V. 28, 1908.
- A contribution to our knowledge of the thread-bacteria. II. Cbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 26, 1910.
- On the identity of *Leptothrix Meyeri* (Ellis) and of *Megalothrix discophora* (Schwers) with *Crenothrix polyspora* (Cohn). Cbl. f. Bakt., II Abt., Bd. 38, 1913. Iron-bacteria. 1919.
- Эренберг Х. (Ehrenberg Ch.). Vorläufige Mitteilungen über das wirkliche Vorkommen fossiler Infusorien und ihre grosse Verbreitung. Pogg. Ann. d. Phys. und Chemie. Bd. 38, 1836.
- Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen, 1838.

霍洛得尼的微生物学著作目录

1. Железобактерии и водоросли. Известия Петроградского научного института им. Лесгафта, т. V, 1922, стр. 1—17
2. Über Eisenbakterien und ihre Beziehungen zu den Algen. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, Bd. XL. H. 9, 1922, S. 326—46.
3. Zur Morphologie der Eisenbakterien Gallionella und Spirophyllum. Berichte der deutschen Gesellschaft, Bd. XLII, H. 2, 1924. S. 35—44.
4. Über neue Eisenbakterien aus der Gattung *Leptothrix* Kütz. Centralblatt für Bakteriologie, Abt. II, Bd. 61, 1924, S. 292—298.
5. О новых видах железобактерий из рода *Leptothrix* Kütz., Архив Русского протистологического общества, т. IV, 1925, стр. 85—93.
6. К морфологии железобактерий *Gallionella* и *Spirophyllum* Там же, стр. 95—104.
7. Мікроорганізми ґрунту. Харків — Київ, Книгоспілка, 1926, 58 стр., 13 рис.
8. Матеріали до екології залізобактерій в зв'язку питанням за біохімічне походження деяких залізних руд. Труды фізико-математичного відділу ВУАН, т. II, в. 4. Збірник праць Дніпровської біологічної станції, ч. 1, 1926, стр. 207—238.
9. Die Eisenbakterien, Beiträge zu einer Monographie, Jena. Verlag von G. Fischer, 1926, S. VI, 164, mit 20 Abb. und 4 Tafeln.
10. Спостереження над мікрофлорою сірчаных та залізистых вод Кавказу Труды фізико-математичного відділу ВУАН, т. III, в. 7. Збірник праць Дніпровської біологічної станції, ч. 2, 1927, стр. 219—237.
11. Новые данные о роли микробов в рудообразовании, Вестник геологического комитета, 1928, № 5, 18—20.
12. До методики кількісних досліджень бактерійного планктону.— Труды фізико-математичного відділу ВУАН, т. X, в. 2. Збірник праць Дніпровської біологічної станції, ч. 3, 1928, стр. 157—171.
13. Über sogenannte Eisenorganismen und die Naumannschen Methoden

der Eisenbakterienforschung, Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, Bd. XLVI, H. 5, 1928, S. 317—323.

14. Несколько замечаний по поводу старой и новой литературы о железобактериях. Микробиологический журнал, т. IX, 1929, стр. 149—158.

15. Нові спостереження над залізобактеріями. Труды фізико-математичного відділу ВУАН, т. XI, в. 3, 1929, стр. 239—252.

16. Zur Methodik der quantitativen Erforschung des bakteriellen Planktons, Centralblatt für Bakteriologie, Abt. II, Bd. 77, 1929, S. 179—193.

17. Zur Kenntnis der Eisenbakterien aus der Gattung Gallionella, Planta (Berlin), Bd. 8, H. 1/2, 1929, S. 252—268.

18. До пізнання мікрофлори ґрунту. Записки фізико-математичного відділу ВУАН, т. V, 1930, стр. 321—339.

19. Über eine neue Methode zur Untersuchung der Bodenmikroflora. Archiv für Mikrobiologie, Bd. I, H. 4, 1930, S. 620—652.

20. Ґрунтові бактерії, значення їх у природі та сільському господарстві, Київ, вид. ВУАН, науково-популярна серія, 1931, 42 стр.

21. Kritische Bemerkungen über die Eisenbakterien. Beihefte zum botanischen Centralblatt, Bd. 48, Abt. I, 1931, S. 391—404.

22. Почвенная камера, как метод исследования почвенной микрофлоры, Микробиология, т. II, в. 4, 1934, стр. 321—329.

23. A soil chamber as a method for the microscopic study of the soil microflora. Archiv für Mikrobiologie, Bd. 5, H. I, 1934, S. 148—156.

24. Методы непосредственного наблюдения почвенной микрофлоры Микробиология, т. IV, в. 2, 1935, стр. 153—165.

25. О железоорганизмах. Микробиология, т. IV, в. 3, 1935, стр. 421—427.

26. Методи безпосереднього спостереження ґрунтової мікрофлори. Наукові записки Київського державного університету, т. 1, в. III, 1935, стр. 9—24.

27. До історії мікробіології в Київському університеті. Окр. відб., Ки в, 1935, стр. 93—104.

28. Methoden zur Kultur der Eisenbakterien. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. XII, Teil 2, 1935, S. 889—903.

29. Исследование микрофлоры почвы путем проращивания почвенной пыли. Микробиология, т. V, в. 2, 1936, стр. 159—166.

30. Пророщування ґрунтового пилу — новий метод дослідження мікрофлори ґрунту. Наукові записки Київського державного університету, т. II, № 2, 1936, стр. 11—21.

31. Bodestaubkulturen und die Mikroflora des Bodens. Archiv für mikrobiologie, Bd. 7, H. 3, 1936, S. 286—296.

32. К екології железобактерій. Микробиология, т. VI, в. 7, 1937, стр. 843—848.

33. Оксидация вільного амоніаку нітрифікуючими бактеріями. Спільно з В. Смалієм і Р. Піковською.) Микробиологічний журнал АН УРСР, т. 5, № 4, 1938, стр. 103—117.

34. Влияние фитогормонов на изменчивость микроорганизмов (Совместно с К. И. Бельтюковой.) Микробиология, т. VIII, в. 1, 1939, стр. 7—18.

35. Вплив фітогормонів на мінливість мікроорганізмів (Спільно з К. І. Бельтюковою.) Микробиологічний журнал АН УРСР, т. VI, № 1—2, 1939, стр. 49—67.

36. Несколько замечаний по поводу исследований В. О. Калиненко над железобактериями. Микробиология, т. VIII, в. 2, 1939, стр. 206—210.

37. Новый пример симбиоза между насекомыми и бактериями. Известия Армянского филвала АН СССР, 1941, № 7 (21), стр. 47—52.

38. О правильных и неправильных путях в исследовании железобактерий. Микробиология, т. X, в. 4, 1941, стр. 415—418.

39. Возникновение жизни и первичные организмы. Известия Армянского филиала АН СССР, 1942, № 9—10 (23—24), стр. 89—105.
40. О выделениях летучих органических соединений живыми организмами и об усвоении их микробами почвы. Доклады АН СССР, т. XII, № 9, 1943, стр. 416—418.
41. Летучие выделения цветков и листьев, как источник питания микроорганизмов. Доклады АН СССР, т. XLII, № 2, 1944, стр. 75—78.
42. Органические вещества атмосферы и их роль в живой природе. Известия АН Армянской ССР, 1944, № 3, стр. 31—42.
43. Самозарождение и начало жизни на Земле (на арм. яз). АрмГИЗ. 1944.
44. О воздушном питании почвенных микроорганизмов. Микробиология, т. XIV, в. 4, 1945, стр. 215—219.
45. Усвоение летучих органических веществ почвенными бактериями. (Совместно с В. С. Рождественским и А. А. Кильчевской.) Почвоведение, 1945, № 7, стр. 355—368.
46. К проблеме возникновения жизни на Земле. Успехи современной биологии, т. XIX, в. 1, 1945, стр. 65—78.
47. Бактерии-симбионты цикады *Philaenus spumarius*. (Совместно с К. И. Бельтюковой.) Микробиология, т. XV, в. 6, 1946, стр. 491—497.
48. В. С. Рождественский. Там же, стр. 553—554.
49. Походження життя на Землі, Україна, 1946, № 4—5 (37—38), стр. 36.
50. Самозарождение и начало жизни на Земле, изд. АН УССР, 1947, 30 стр.
51. Бактерии, скисляющие и накапливающие железо. Сборник «Среди природы и в лаборатории», в. 1, изд. Московского общества испытателей природы, 1949, стр. 59—67.
52. Как была решена одна микробиологическая загадка. Там же, стр. 68—77.
53. Симбиоз железобактерий с водорослями. Там же, стр. 78—84.
54. О накапливающих железо жгутиковых. Там же, стр. 85—91.
55. Бактерии-симбионты цикады *Philaenus spumarius*. Там же, стр. 92—100.
56. Как наблюдать жизнь микроорганизмов почвы. Там же, стр. 101—121.
57. О первичных организмах. Там же, стр. 121—137.
58. Воздушное питание корней. Доклады АН СССР, т. LXXVI, № 1, 1951, стр. 141—144.
59. О летучих органических выделениях почвы. Доклады АН СССР, т. LXXX, № 3, 1951, стр. 433—435.
60. Поглощение почвой органических веществ атмосферы. Доклады АН СССР, т. LXXX, № 4, 1951, стр. 673—676.
61. Источники органических веществ, выделяемых почвой в воздух. Доклады АН СССР, т. LXXXI, № 4, 1951, стр. 673—676.
62. Органические вещества в атмосфере. Наука и жизнь, 1951, № 11, стр. 19—21.
63. Почвенная атмосфера как источник органических питательных веществ для растений. Почвоведение, 1951, № 1, стр. 16—29.
64. Новое о воздушном питании растений. Природа, 1951, № 2, стр. 43—50.
65. Действие летучих выделений почвы на рост растений. Доклады АН СССР, т. LXXXVI, № 6, 1952, стр. 1227—1229.
66. Газы почвы и их биологическое значение. Природа, 1953, № 3, стр. 37—47.

俄 华 名 詞 对 照 表

Абиогенный	非生物性的	Дегенерация	变性
Акниет	藻类的休眠細胞	Дерновая руда	生草土鉄矿
Активатор	活化剂	Диагом	矽藻
Альгология	藻类学	Диорит	閃長岩
Аноргоксидант	無机質氧化者	Дихотомия	双歧分枝
Архебионт	古生物体	Жгутик	鞭毛
Аутотрофный	自养营养的	Жгутиковые	鞭毛虫类
Базальт	玄武岩	Железобактерия	鉄細菌
Биосфера	生物圈	Железоорганизм	鉄生物有机体
Бобовая руда	豆狀鉄矿	Железомарганцебактерия	鉄錳細菌
Болотная руда	沼鉄矿	Заросль	集叢
Вакуоль	空(液)泡	Зооглея	菌膠团
Вариация	变異	Зооспора	游走孢子
Вегетативный	無性的	Инфузория	纖毛虫
Верхне-Гуронское время	上震旦紀	Капсула	荚膜
Вибрион	弧菌	Конидий	分生孢子
Включение	內涵体	Конкреция	結核
Влагалище	皮鞘	Концентратор	濃縮者
Водоросль	藻类	Ксантосидерит	双水針鉄矿
Габбро	輝長岩	Лимнит	三水針鉄矿
Галдобактерии	簡單細菌	Лимонит	褐鉄矿
Гель	凝膠体	Луговая руда	草原鉄矿
Гематит	赤鉄矿	Макроконидий	大分生子
Гетеротрофный	異养营养的	Макроскопические культуры	肉眼培养
Гётит	水鉄矿	Марганцебактерий	錳細菌
Гидрогель	水凝膠	Мезосапробная	(次)中等区菌的
Гидрозоль	水溶膠	Микроаэрофильный	微嗜气的
Ги́фа	菌絲	Микрококки	粘液球菌
Глауколит	海綠石	Микроконидий	小分生子
Гонидии	內生孢子	Микроскопические культуры	显微培养
Гранит	花崗岩	Миксомицеты	粘液菌
Триб	霉菌	Миксотрофный	兼性营养的

Мицелий	菌絲体	Раздражимость	兴奋性
Мицелла	微膠粒	Серобактерии	硫黃細菌
Мутация	突变	Светопреломление	折光性
Муфта	接合管	Сидерит	菱鉄矿
Накопитель	累积者	Сидерофат	嗜鉄菌
Надёт	菌苔	Сидерофильные	嗜鉄的
Незаменимость	不可代替性	Сидерофоб	恐鉄有机体
Несептированный	不分节的	Сидеротолерантные	抗鉄的
Нитрифицирующая бактерия	硝酸化細菌	Сожительство	共棲
Нить	線体	Сообщество	羣社
Облигатный	严格的	Спонгомонад	海綿鞭虫
Озерная руда	湖鉄矿	Стебелек	小莖
Окаменевший	化石了的	Трихобактерии	線狀菌
Олигокарбофильный	微量嗜碳的	Тургит	水鉄矿
Олигонитрофильный	微量嗜氮的	Филогенетический	系統發生的
Олиготрофный	微量营养的	Фитогормон	植物激素
Отложение	沉淀	Флора	植物区系
Пептизация	溶膠作用	Фотобионт	光生体
Полиморфизм	多形性	Хемосинтез	化学合成
Полисапробная	多菌区的	Хемотаксис	趋化性
Показатель	指数	Хроморфобия	难染色性
Протопласт	原生質体	Экзотермический	放热的
Прототрофность	無机营养性	Эндотермический	吸热的
Психогормий	藻类線体上的鉄質小瘤	Эпифитизм	附生
Психрофильный	嗜冷性的	Ядро	細胞核

中科院植物所图书馆



S0020215

58.84384
788

1034

翟希得尼著

58.84384
788

铁细菌

58.84384
788

書 号 _____

登記号 1034 _____

21

統一書號：13031·486

定 价：1.40 元